

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Biología Animal I (Zoología)



TESIS DOCTORAL

**Relaciones entre avifauna y estructura de la vegetación en el
País Vasco Atlántico**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Luis María Carrascal de la Puente

DIRECTOR:

José Lui Tellería

Madrid, 2015



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

RELACIONES ENTRE AVIFAUNA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACION
EN EL PAIS VASCO ATLANTICO

MEMORIA PRESENTADA POR

LUIS MARIA CARRASCAL DE LA PUENTE

PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR EN BIOLOGIA

BAJO LA DIRECCION DE

D. JOSE LUIS TELLERIA JORGE

PROFESOR TITULAR DE VERTEBRADOS

DE LA

FACULTAD DE BIOLOGIA DE LA UNIVERSIDAD COMPLUTENSE



R. 23.334

MADRID, MAYO 1987

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE

FACULTAD DE BIOLOGIA

RELACIONES ENTRE AVIFAUNA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACION

EN EL PAIS VASCO ATLANTICO.

Luis M. Carrascal
Heller

MEMORIA QUE PARA OPTAR AL GRADO
DE DOCTOR EN BIOLOGÍA PRESENTA LUIS
MARÍA CARRASCAL DE LA PUENTE,
BAJO LA DIRECCIÓN DEL DR. JOSÉ LUIS
TELLERIA JORGE, PROFESOR TITULAR
DE VERTEBRADOS DE LA FACULTAD DE
BIOLOGÍA DE LA UNIVERSIDAD COMPLUTENSE
DE MADRID.

MADRID, MAYO 1987



INDICE

INTRODUCCION	1
CAPITULO 1: AVIFAUNA ESTIVAL DEL PAÍS VASCO ATLÁNTICO: MODELIZACIÓN DE SUS RESPUESTAS A UN AMBIENTE HETEROGÉNEO CONCLUSIONES	5 24
CAPITULO 2: AVIFAUNA REPRODUCTORA ASOCIADA A LAS REPOBLACIONES INDUSTRIALES DE <u>PINUS</u> <u>RADIATA</u> : ANÁLISIS PSEUDOSUCESIONAL Y COMPARADO	47 62
CAPITULO 3: ORGANIZACIÓN DE LA COMUNIDAD DE AVES REPRODUCTORA DE LAS LANDAS MONTANAS DEL PAÍS VASCO ATLÁNTICO	71 83
CAPITULO 4: RELACIÓN ENTRE AVIFAUNA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN LOS MEDIOS AGRÍCOLAS DEL NORTE DE LA PENÍNSU- LA IBÉRICA DURANTE EL PERÍODO REPRODUCTOR	95 107
CAPITULO 5: AVIFAUNA INVERNANTE EN LOS MEDIOS AGRÍCOLAS DEL NORTE DE ESPAÑA. PAPEL DE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN Y COMPETENCIA INTERESPECÍFICA	118 138
CAPITULO 6: ESTUDIO MULTIDIMENSIONAL DEL USO DEL ESPACIO EN UN GRUPO DE AVES INSECTÍVORAS FORESTALES DURANTE EL INVIERNO	151 166

CAPITULO 7: SELECCIÓN DE ESPECIES DE ÁRBOLES CADUCIFOLIOS	
POR AVES INSECTÍVORAS FORESTALES DURANTE EL INVIERNO	175
CONCLUSIONES	185
 CAPITULO 8: RELACIONES ECOMORFOLÓGICAS EN UN GRUPO DE AVES	
INSECTÍVORAS FORESTALES DURANTE EL INVIERNO	195
CONCLUSIONES	207
 CONCLUSIONES GENERALES	218
 BIBLIOGRAFIA	221

INTRODUCCION

Desde que BERNIS (1954) publicara el primer trabajo sobre biogeografía ornitológica cuantitativa de la Península Ibérica, varios autores han estudiado descriptivamente la composición ornitológica y la densidad de especies en amplias áreas de España (ver por ejemplo GONZALEZ 1976, TELLERIA 1980, HARO y VARGAS 1981, BONGIORNO 1982, POTTI 1985). Sin embargo, a pesar de la gran cantidad de información que han aportado estos trabajos, hasta ahora aun no se ha abordado la tarea de analizar las relaciones existentes entre la avifauna y estructura de la vegetación en nuestro país (ver no obstante BONGIORNO 1982). La comprensión de los patrones de dispersión de las aves en relación con la estructura física del medio es de suma importancia a la hora de valorar el impacto que las actividades humanas sobre el paisaje tienen sobre los niveles poblacionales de las aves (ver para una serie de ejemplos CAPEN 1981). Desde que HILDEN (1965) postulase que la distribución de las aves y sus niveles poblacionales vienen influidos por la estructura de la vegetación, varios autores han modelizado las variaciones en la densidad de las especies y la organización de sus comunidades encontrando que el fenómeno de la distribución de la avifauna es altamente predecible (ver no obstante WIENS 1984 para áreas estepáricas de gran impredecibilidad ambiental).

Considerando la fuerte base conceptual existente hoy en día referente a las relaciones existentes entre avifauna y estructura de la vegetación (por ejemplo CODY 1985) y su potencial de aplicabilidad al manejo de las poblaciones de aves (por ejemplo CAPEN 1981 y trabajos allí reseñados), el presente trabajo abordará el estudio de la avifauna del País Vasco atlántico desde una perspectiva de análisis de las asociaciones entre

aves y medio ambiente.

Para ello se efectuarán tres aproximaciones (con sus diferentes metodologías asociadas) al estudio de la distribución de las aves: dispersión en paisajes, hábitat y nicho (ver CAREY 1981 para la definición de estos tres niveles). En primer lugar se abordará el problema de los niveles poblacionales de las aves en todo el área de estudio, así como una caracterización de las ornitocenosis que pueblan los principales medios de la región. Para comprender mejor a que variables ambientales responden las aves a la hora de distribuirse, se recurrirá a técnicas de análisis multivariante (Análisis de las Componentes Principales, correlación parcial y correlación y regresión múltiple; ver por ejemplo NIE et al. 1975 y CAPEN 1981) que además permitirán modelizar las variaciones de abundancia de cada especie y de los parámetros descriptores de sus ornitocenosis. Esta primera aproximación tendrá un carácter puramente descriptivo observacional que dará lugar a efectuar análisis más detallados con grupos de especies particulares y formaciones vegetales que por sus características ambientales planteen problemas de interés sobre los patrones de organización de las comunidades de aves (CAPITULO 1).

En el CAPITULO 2 se estudiarán desde una perspectiva pseudosucesional, manteniendo fijo el tiempo (mismo año de muestreo) y variando el espacio, las variaciones que se producen en la organización de la ornitocenosis ligada a las repoblaciones de Pinus radiata del País Vasco atlántico. De las relaciones avifauna-estructura de la vegetación se extraerán conclusiones aplicables a la gestión de las repoblaciones para que sean un medio más óptimo para las aves.

En los CAPITULOS 3 y 4 se analizarán los patrones de organización

de las ornitocenosis asociadas a dos medios ambientalmente muy contrastados: campiñas de los valles (con climatología muy predecible y con "recursos" estructurales limitantes -setos, por ejemplo-) y landas montanas (matorrales y pastizales; ambientalmente inestables y sin "recursos" estructurales limitantes). Se estudiará la selección de hábitat de las especies a una escala intra-paisaje y el grado de predecibilidad de la estructura de la vegetación en la determinación de la abundancia de las especies y riqueza y diversidad de sus comunidades.

En el CAPITULO 5 se abordará el estudio del hábitat de las especies ligadas a las campiñas durante el invierno, y de los patrones de organización de sus ornitocenosis, lo cual permitirá conocer el grado de constancia estacional en la estructura de las comunidades de aves. A partir de este capítulo y los tres siguientes, esta tesis doctoral incidirá más en el estudio del papel de la competencia como factor influyente o determinante de la distribución de las aves. Además de la estructura de la vegetación, ¿influye la presencia de otras especies en los modelos de distribución y comportamiento de las aves?. Para testear esta cuestión en el CAPITULO 6 se estudiarán las estrategias de uso del espacio (nicho espacial) de especies insectívoras forestales ligadas en su alimentación a los árboles. El análisis multivariante de su uso del espacio permitirá conocer cuales son las principales dimensiones que configuran sus nichos, así como la contribución de estas a la segregación interespecífica. A través del empleo de modelos neutros (tipo de simulaciones de Monte Carlo) se analizará en que dimensiones las especies se segregan más de lo que cabría esperar por azar, y por tanto en cuales se puede manifestar el efecto de la competencia. En el CAPITULO 7 se estudiará el fenómeno de selección de especies arbóreas por parte de las aves, habitualmente

desatendido en los análisis avifauna-estructura de la vegetación (por ejemplo RICE et al 1984). Por último, el CAPITULO 8 presentará una perspectiva de análisis ecomorfológico a la comprensión de los patrones de distribución de las especies a través de su uso del espacio. Permitirá además testear la contribución de la competencia interespecífica a la segregación ecológica de las especies.

Tras cada capítulo se enunciarán, a modo de conclusiones, las ideas más importantes emanadas de las diferentes partes de la tesis, que han de ser entendidas como un conjunto de desarrollos tendentes a la comprensión de la dispersión de las aves en el espacio desde diferentes escalas (región, hábitat y nicho).

CAPITULO 1

AVIFAUNA ESTIVAL DEL PAIS VASCO ATLANTICO: MODELIZACION DE SUS

RESPUESTAS A UN AMBIENTE HETEROGENEO

INTRODUCCION

Desde que BERNIS (1954) publicase el primer trabajo sobre biogeografía cuantitativa en aves de la Península Ibérica numerosos autores han estudiado las comunidades de aves asociadas a varios tipos de formaciones vegetales durante el período reproductor (ver por ejemplo referencias en TELLERIA et al. 1983 y POTTI 1985a y 1987). Esta visión estática de la distribución de las aves en el tiempo fundamentalmente ha tenido un carácter observacional meramente descriptivo que sólo ha proporcionado, a través del empleo de diferentes metodologías poco comparables, datos referentes a la composición de las ornitocenosis y densidad o abundancia relativa de ciertas especies. No obstante, la acumulación de censos para diferentes medios ha permitido efectuar revisiones y análisis de conjunto que han proporcionado ideas interesantes sobre biogeografía de grupos concretos a nivel de la Península Ibérica (CARRASCAL 1985, JORDANO 1985, SANTOS y TELLERIA, 1985 POTTI 1985c 1987). Sin embargo, en todos estos estudios (con la excepción de BONGIORNO 1982) se ha pasado por alto la estructura física del medio (principalmente estructura de la vegetación) y no se ha abordado su relación con la densidad de las especies y organización de sus comunidades.

Desde que MACARTHUR y MACARTHUR (1961) enunciase la relación directa entre diversidad de aves y complejidad vertical de la estructura de la vegetación, y HILDEN (1965) postulase que la estructura de la vegetación

desempeña un papel muy importante en la determinación de la distribución de las aves, numerosos autores han encarado la relación avifauna-vegetación desde múltiples puntos de vista (ver CODY 1985 y trabajos allí presentados). Este tipo de trabajos permiten comprender los requerimientos de las aves al distribuirse (selección de hábitat) y modelizar sus variaciones de abundancia, con lo cual es posible predecir la influencia que la gestión humana del paisaje (a través de modificaciones en la vegetación) tiene sobre las aves (ver por ejemplo CAPEN 1981 y los trabajos allí presentados).

Por tanto, considerando la ausencia generalizada en España de estudios que aborden la relación aves-vegetación, y la fuerte base conceptual y empírica hoy día existente en este tema, el presente trabajo analizará los siguientes aspectos:

- descripción de la avifauna (composición y densidades) asociada a los grandes tipos de paisajes del País Vasco atlántico
- impacto que las actividades humanas sobre el medio han tenido sobre las aves (a escala regional)
- patrón de distribución de los migrantes transaharianos
- respuesta de las especies a las variables ambientales (geomorfológicas y de estructura de la vegetación)
- variación de la estructura de la ornitocenosis con la estructura física del paisaje
- predecibilidad de la distribución de las aves; modelizaciones

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio se localiza en el norte de la Península Ibérica dentro

del País Vasco atlántico. Esta región pertenece al dominio bioclimático Eurosiberiano (RIVAS-MARTINEZ 1981) caracterizado por elevadas precipitaciones y temperaturas suaves, lo cual determina la existencia de una vegetación forestal caducifolia. Está constituida por numerosos macizos montañosos de mediana altitud (máxima altura 1544 m en el pico Aketegui) separados por profundos y estrechos valles por los cuales discurren rios que vierten sus aguas al mar Cantábrico. En la zona costera existen valles, con lomas de pequeña entidad, más extensos. Los muestreos se han efectuado en 18 zonas representativas de las características geomorfológicas y bioclimáticas del área de estudio (ver Figura 1-1).

Todos los muestreos (avifauna y estructura de la vegetación se efectuaron durante Mayo y los 15 primeros días de Junio de 1985 coincidiendo plenamente con la época reproductora. Los meses de muestreo fueron meteorológicamente normales, aunque caracterizados por una elevadas precipitaciones durante los 20 primeros días de Mayo. Durante el invierno previo (del 1 al 20 de Enero de 1985) un temporal frío polar cubrió toda la región de nieve desde el nivel del mar, descendiendo las temperaturas en los valles hasta a -10°C . Este temporal causó importantes mortandades de aves en especies sedentarias (especialmente Erithacus rubecula, Turdus merula, T. philomelos, Cisticola juncidis, Troglodytes troglodytes; datos inéditos), lo cual se reflejó en unas abundancias durante la primavera más bajas que los "normal" (datos inéditos y A. Galarza, observaciones personales).

Atendiendo a la clasificación climatológica de PAPADAKIS (en ELIAS y RUIZ 1977) la zona costera (hasta los 400 m.s.n.m. aproximadamente) estaría caracterizada por un régimen térmico marítimo cálido, con temperaturas medias invernales de unos 10°C y unas medias de las mínimas invernales

de unos 5°C; durante el verano las temperaturas medias son de 17-20°C con unas medias máximas de 33°C. Por otro lado, las zonas montañosas (por encima de los 800 m.s.n.m.) presentan un régimen térmico templado cálido con medias invernales de unos 2°C (medias de las mínimas de -1°C) y estivales de 13 -15°C (medias de las máximas de 27°C). Aunque todos los inviernos nieva varias veces por encima de los 600 m de altitud, la nieve nunca permanece en las cumbres más altas a lo largo de todo el período invernal, ya que desaparece al cabo de pocos días debido a la lluvia. Las precipitaciones son de aproximadamente 1250 mm/año en los valles (algo inferiores en los tramos costeros con unos 1100 mm/año) y de unos 1500 mm/año en las áreas montañas. Estos niveles de precipitación caracterizan a la región de clima húmedo (clasificación de PAPADAKIS). Para más detalles climatológicos respecto al área de estudio ver datos en ELIAS y RUIZ (1977).

La vegetación de la región originalmente estaba constituida por hayedos (Fagus sylvatica) en las zonas altas (por encima de los 500 m.s.n.m. hasta las cumbres) y robledales (fundamentalmente Quercus robur) en las zonas submontañas y de valles. En las zonas costeras y bajas del interior se asientan sobre sustrato rocoso calizo encinares de Quercus ilex. Los roquedos y pastos montanos propiamente dichos debieron tener una extensión muy reducida al estar cubiertos, al menos parcialmente (a juzgar por árboles testigos hoy existentes), por hayas. Los cursos de agua estaban bordeados por ripisilvas de alisos, fresnos y avellanos (Alnus glutinosa, Fraxinus excelsior y Corylus avellana). Actualmente, y debido a la tala de los bosques autóctonos (para carbón vegetal y madera), creación de áreas agrícolas (prados de siega arbolados) y pastos extensivos en áreas montañosas y la plantación de coníferas exóticas para la industria papelera (especialmente Pinus radiata), el paisaje es un mosaico de formaciones vegetales distintas (autóctonas

y artificiales). Así, hoy día pueden distinguirse los siete tipos de paisajes siguientes:

- Roquedos montanos: por encima de los 800 m de altitud; desprovistos de vegetación arbórea y con fuerte pendiente.
- Landas montanas: pastos de Festuca ovina, brezales de Erica cinerea y Calluna vulgaris y tojales de Ulex gallii; situadas por encima de los 800 m.s.n.m. y completamente deforestadas. Se utilizan como pastos de verano para ganadería extensiva (ovejas, caballos y vacas).
- Landas colinas: matorrales de Erica vagans, Erica tetralix, Erica scoparia y Ulex europaeus en diferentes estados de degradación por el fuego, pastoreo abusivo y tala de pinares. Son el resultado de la tala de repoblaciones de Pinus radiata y posterior descanso del monte. Son utilizadas como pastizales de caballos y vacas. Situadas por debajo de los 500 m.s.n.m.
- Campiñas: paisaje agrícola abierto constituido fundamentalmente por prados de siega y algunos huertos. Las diferentes propiedades están separadas por setos de árboles caducifolios con diferente grado de desarrollo. Dentro de este tipo de paisaje se han incluido los escasos sotos fluviales que aun quedan en la región y atraviesan siguiendo los cursos de los ríos las áreas agrícolas de los valles situados por debajo de los 400 m.s.n.m.
- Pinares de Pinus radiata: se localizan desde el nivel del mar hasta los 600 m.s.n.m. Presentan diferentes estados de crecimiento y distintas densidades de arbolado como consecuencia de las prácticas selvícolas. Los turnos de explotación oscilan entre los 15 y 25 años. Los pinos no suelen superar los 22 m de altura en las plantaciones más maduras.

- Hayedos: situados por encima de los 600 m.s.n.m. Presentan distinto grado de desarrollo, densidad de arbolado, cobertura de matorral y presencia de robles atendiendo a su altitud, exposición y tipo de suelo.
- Robledales: los escasos robledales que aun quedan en el País Vasco atlántico presentan un alto grado de degradación, con lo que no ha sido posible muestrear formaciones cercanas a la etapa clímax. Las masas estudiadas se localizan entre los 500 y 700 m.s.n.m. y están constituidas fundamentalmente por Quercus robur.

No se han estudiado los encinares costeros debido a que su fisiognomía (masas de vegetación cerradas -con Rubus spp.- impenetrables) impedía el uso de los métodos de muestreo utilizados. No obstante, su escasa extensión en la región no modifica los patrones avifauna-estructura de la vegetación obtenidos a partir de las restantes formaciones vegetales. Para más detalles sobre la vegetación de esta zona ver BELLOT (1978) y CATON y URIBE-ECHEBARRIA (1980).

METODOS Y ANALISIS

Para el muestreo de la avifauna se utilizó el método del taxiado con bandas de 25 m a cada lado del trayecto (JARVINEN y VAISANEN 1975, TELLERIA 1978, 1986), compartimentando la superficie censada en unidades de 2,5 ha (50 m x 500 m) atendiendo a su homogeneidad florística y estructural. Dentro de cada unidad de 2,5 ha se establecieron cinco parcelas circulares de 25 m de radio (0,2 ha cada parcela) donde se muestreó la estructura de la vegetación, la altitud sobre el nivel del mar y la pendiente del terreno. Con excepción de la altitud (medida con altímetro

o sobre mapas de escala 1: 50.000, 1: 100.000) el resto de las variables ambientales se midieron visualmente de modo aproximado previo entrenamiento. Las coberturas (expresadas en %) se estimaron siguiendo el método propuesto por PRODON (1976), poniendo especial énfasis en la determinación de los bajos valores de cobertura (inferiores al 25 %), ya que en las relaciones avifauna-estructura de la vegetación es muy importante la presencia de un estrato (p. ej. herbáceo, arbustivo, etc) más que su cobertura (aunque sea escasa; ver por ejemplo PRODON y LEBRETON 1981). Las alturas medias se estimaron en metros. El número de troncos de árboles (atendiendo a varias clases de diámetro a la altura del pecho) se estimó contando el número de pies dentro de la parcela de 25 m de radio. La pendiente se estimó de modo aproximado según la siguiente escala: 0 (llano), 0,5 (ligeramente ondulado), 1 (pendiente suave, $\leq 25\%$), 2 (pendiente fuerte, 25-50 %), 3 (pendiente muy fuerte, $> 50\%$). En el Apéndice 1-1 se muestran las 17 variables consideradas.

Con el propósito de definir "comunidades de aves generales" asociadas a los siete principales tipos de paisaje se han reunido la gran mayoría de unidades de muestreo obtenidas (210) atendiendo a su semejanza y homogeneidad estructural. El mínimo número de hectáreas censadas por tipo de paisaje ha sido 20 (8 unidades de 2,5 ha).

La abundancia global de las aves en el área de estudio se obtuvo considerando la densidad de cada especie en cada uno de los siete tipos de paisaje y el porcentaje de superficie que cada uno de ellos tiene en el País Vasco atlántico (roquedos: 1,5 %; landas montanas: 15,4 %; landas colinas: 7,9 %; campiñas: 9,3 %; pinares: 60,9 %; robledales: 1,2 %; hayedos: 3,8 %). Teniendo en cuenta el porcentaje que ocuparía cada tipo de

paisaje dentro de la región de no haber actuado el hombre (talas, cultivos, etc.) se ha calculado la densidad media global hipotética de cada especie en el área de estudio (obtenida a partir de los mapas de vegetación potencial).

A partir de las 210 unidades se han definido 20 medios diferentes que pueden situarse dentro de unos gradientes estructurales globales indicativos de la variación ambiental en el País Vasco atlántico. Para cada uno de estos medios (mínimo de 10 ha censadas) se ha obtenido la densidad de cada especie y la media de las 18 variables estructurales.

Las preferencias medias de hábitat de las especies mejor representadas se han obtenido mediante la media ponderada de cada variable ambiental, considerando la densidad de cada especie y el valor de cada variable en cada una de los 20 medios muestreados. Con la matriz de las preferencias medias de las especies se efectuó el Análisis de las Componentes Principales (PCA; NIE et al. 1975) con el fin de sintetizar los patrones de asociación interespecífica en la distribución de las aves y obtener una aproximación a las dimensiones del nicho espacial de las especies (ver por ejemplo SABO 1980, WIENS y ROTENBERRY 1981, JAMES et al. 1984).

Los parámetros ornitocenóticos utilizados han sido la densidad total de aves (D ; aves/10 ha), riqueza de especies estandarizada a una determinada superficie (S_{10} y S_{20} ; método de rarefacción de JAMES y RATHBUN 1981), índice de dominancia (ID_2 ; porcentaje de las dos especies más abundantes -MCNAUGHTON 1968-), diversidad (H' ; expresada en nats -SHANON y WEAVER 1949-) y densidad y porcentaje de migrantes transaharianos (D_{MT} y $\%_{MT}$).

Se ha utilizado el análisis de correlación para conocer las asocia-

ciones aves-estructura física del medio. A partir de la matriz de correlaciones simples especies-variables ambientales, se ha realizado el análisis de correlación parcial considerando tan solo para cada especie aquellas variables con las que se correlacionaba a $p < 0,1$. Los valores y significación de las correlaciones parciales informan de las variables que influyen directamente sobre las aves y que son determinantes de su distribución y niveles de abundancia. A continuación se efectuó el análisis de correlación y regresión múltiple con el propósito de modelizar la variación de abundancia de cada especie y el porcentaje de varianza que de ésta explican las variables estructurales cuyas correlaciones parciales son significativas a $p < 0,1$.

Todos los cálculos estadísticos y numéricos se han efectuado con programas escritos por el autor de esta tesis en lenguaje BASIC. Para la base teórica y principios matemáticos de los tests utilizados ver (NIE et al. 1975, SOKAL y ROHLF 1979, CALVO 1982 entre otros).

Como índice de similitud se ha utilizado el de proporciones de RENKONEN (1938).

RESULTADOS

Caracterización global de la avifauna

En la tabla 1-1 se muestra la densidad de las especies en los siete grandes tipos de paisajes definidos. Las áreas rocosas de montaña (R) son caracterizadas por Pyrrhocorax graculus y Phoenicurus ochruros que alcanzan aquí sus mayores densidades. Otras especies que presentan elevadas abundancias son Prunella modularis y Oenanthe oenanthe. En las landas

montanas (LM; pastizales y matorrales a más de 900 m de altitud) Alauda arvensis y Anthus spinoletta alcanzan sus mayores densidades. O. oenanthe también tiene en esta formación elevados efectivos. Anthus trivialis y Saxicola torquata son las aves que mejor caracterizan a las landas del piso colino (LC; argomales y pastizales situados a menos de 450 m.s.n.m.); otros pájaros también abundantes en este medio son P. modularis y Emberiza citrinella. Las campiñas se diferencian ornitológicamente de las restantes formaciones por un elevado número de especies que las caracterizan exclusivamente. Las más importantes son las siguientes: Streptopelia turtur, Lanius collurio, Cettia cetti, Hipolais polyglotta, Muscicapa striata, Carduelis chloris, Serinus serinus, Emberiza calandra, Emberiza cirrus y Passer montanus. Las repoblaciones de Pinus radiata (P) están habitadas por especies que también pueblan las masas forestales caducifolias. No obstante Regulus ignicapillus, Parus ater, Parus cristatus y Fringilla coelebs son los pájaros que mayores densidades presentan en los pinares de repoblación y que, por tanto, mejor caracterizan a esta formación. Respecto a los bosques caducifolios, Phylloscopus collybita, Phylloscopus bonelli, Sylvia borin, Ficedula hypoleuca, Turdus viscivorus, Parus caeruleus, Aegithalos caudatus, Sitta europaea y Pyrrhula pyrrhula son las especies que mejor caracterizan a los robledales (RB), mientras que Columba palumbus y Turdus philomelos son las especies que presentan sus mayores efectivos en los hayedos (H). Parus palustris es el pájaro que mejor distingue a hayedos y robledales del resto de las formaciones.

En la figura 1-2 se ilustra la similitud porcentual entre los siete tipos de paisajes atendiendo a su composición ornitológica. Se pueden definir tres tipos fundamentales de ornitocenosis: forestales, medios desarbolados colinos y medios desarbolados montanos. Destaca la gran simi-

litud existente entre los pinares (P) y hayedos (H) a pesar de su muy diferente distribución altitudinal y composición florística del arbolado y matorral. La altitud sobre el nivel del mar parece desempeñar un papel importantísimo en la distinción de los medios desarbolados, habida cuenta de las grandes diferencias existentes entre sus ornitocenosis. Los medios forestales (más complejos estructuralmente; P,H,RB) son más homogéneos ornitológicamente que los deforestados (LC,C,LM,R; test de la U, $p < 0,025$) a juzgar por sus mayores valores de similitud (valores PS).

En la tabla 1-2 se muestran los valores medios de abundancia global de las especies (D_G). Dentro del conjunto de los medios terrestres del País Vasco Atlántico (excluidos los encinares, medios fluviales y urbanos), R. ignicapillus, P. ater, F. coelebs, Erithacus rubecula, P. cristatus, Certhia brachydactyla, P. modularis, S. atricapilla, P. collybita y Troglodytes troglodytes son las más abundantes ($D_G > 1$ ave/10 ha). En general todas estas especies son de marcado carácter forestal lo cual es consecuencia del elevado porcentaje de superficie que los bosques cubren en la región (66 %) y la mayor abundancia media de las especies en los medios forestales.

Atendiendo a la densidad que las especies mejor representadas en los censos debieran tener en la región, considerándola cubierta por formaciones vegetales autóctonas (D'_G), puede decirse que P. collybita, P. bonelli, S. atricapilla, S. borin, F. hypoleuca, I. merula, I. viscivorus, I. philomelos, P. caeruleus, P. palustris, A. caudatus, S. europaea y P. pyrrhula han sido las especies más perjudicadas por el manejo de los medios forestales autóctonos (tala de hayedo y robledales y creación de pastos, matorrales, campiñas y pinares). Por el contrario, L. collurio, C. cetti,

H. polyglotta, M. striata, S. torquata, P. ochruros, O. oenanthe, P. ater, I. troglodytes, F. coelebs, C. chloris, S. citrinella, A. cannabina, E. calandra, E. cia, E. cirrus, E. citrinella y P. montanus han aumentado considerablemente sus efectivos en el País Vasco Atlántico. Globalmente, a nivel de Passeriformes, el balance ha sido de trece especies perjudicadas (descenso de efectivos en un 50 % como mínimo) frente a 18 especies favorecidas (aumento de un 50 % o más).

La avifauna de la región, considerando la extensión potencial original de sus formaciones vegetales autóctonas, estaría compuesta fundamentalmente por P. caeruleus, R. ignicapillus, E. rubecula, F. coelebs, S. europaea, P. palustris, S. atricapilla, P. collybita, C. brachydactyla, A. caudatus, S. borin, I. merula, P. ater, P. bonelli, P. major y I. visci-vorus. La diversidad ornítica de Passeriformes (teniendo en cuenta tan solo a las especies bien datadas con datos D_G y D'_G) es mayor si se considera la primigenia extensión de los medios autóctonos ($H' = 2,929$) que en la actualidad ($H' = 2,756$).

En la tabla 1-2 se muestran los valores de amplitud de hábitat de las especies (AH; semejanza entre distribución frecuencial en los siete medios y su disponibilidad). en la Figura 1-3 se ilustra la relación existente entre amplitud y abundancia. Aquellas especies que más ampliamente se distribuyen son las que tienen mayores densidades en el área de estudio ($r = 0,778$, $n = 45$, $p < 0,001$; correlación entre $\ln D_G$ y AH). Esto es, la disponibilidad de los hábitats preferidos por las especies explica en buena medida sus niveles de abundancia en el País Vasco atlántico ($R^2 \times 100 = 60,5 \%$).

Preferencias de hábitat de las especies.

Con los datos referentes a las características medias del espacio ocupado por las 42 especies más abundantes, se ha efectuado el Análisis de las Componentes Principales. Teniendo en cuenta su claro sentido biológico se han considerado los cuatro primeros factores que en conjunto explican el 86,1 % de la variación observada en las preferencias de hábitat de las especies (ver tabla 1-3).

PC1 (43,2 % de la varianza) es un gradiente "aumento de la complejidad estructural y volumen de la vegetación", ya que se correlaciona positivamente con el desarrollo del arbolado (hAA, nt1, nt2, nt3, ntF, ntQ, %tc) y del estrato arbustivo (CH1, CA, CZ) y negativamente con la cobertura de herbáceas. Esto es, opone los pastizales y prados, situados principalmente en zonas con escasa pendiente (Pte), a los bosques (sin distinguir en cuanto a la composición florística) que por lo general ocupan las laderas de montañas. El segundo factor (PC2; 16,5 %) define un gradiente altitudinal (H) que segrega a los dos grupos de especies definidos por PC1. Así, separa a las especies de lugares deforestados que ocupan los sectores más áridos (CR) y elevados de la región (H), y a las de los lugares arbolados que ocupan los sectores con más riqueza de especies arbóreas (nsAA; asociada además con la abundancia de sotobosque caducifolio) y desarrollo vertical del estrato arbustivo (hA).

Los dos restantes factores se relacionan con la composición florística de los bosques. PC3 (14,2 %) opone la ocupación de los pinares (%tc), que presentan una elevada cobertura de helechos (CH1), a la de robledales (ntQ) con una elevada cobertura de arbustos (CA; mayoritariamente brezos -CB-). Por último, PC4 (12,2 %) define la ocupación de los hayedos (ntF) con un estrato arbóreo rico en especies (nsAA) y un estrato arbus-

tivo desarrollado en altura (hA) con escasa o nula cobertura de tojos (CT).

En la Figura 1-4 se muestra la situación media de las especies en PC1 y PC2.

En la tabla 1-4 se muestran los resultados del análisis de correlación parcial para 32 especies más abundantes y mejor datadas. Se han obtenido 59 correlaciones significativas a $p \leq 0,05$ (10,24 % de las 576 posibles correlaciones), lo cual indica que la avifauna de la región selecciona activamente la estructura física del medio a la hora de distribuirse ($p < 0,001$; test de la χ^2 para comparar el porcentaje observado -10,24%- con el esperado -5 %-).

Las variables en las que más intensamente se efectúa la selección (ver nºVS) son la altura media del matorral (hA; 11 correlaciones a $p < 0,1$), el número de especies de árboles en 0,2 ha (nsAA; 9 correlaciones a $p < 0,1$), la cobertura de zarzas (Rubus spp; CZ), el número de troncos de robles en 0,2 ha (ntQ) y la pendiente del terreno (Pte) (las tres con 8 correlaciones significativas a $p < 0,1$) y la altitud sobre el nivel del mar de los medios (H; 7 a $p < 0,1$).

Para los detalles relativos a las preferencias medias de hábitat de las especies y las variables que inciden sobre su distribución (selección de hábitat) ver tabla 1-4 y Figura 1-4. No se comentan los resultados obtenidos para cada una de ellas ya que estas tablas, en unión de las tablas 1-1 y 1-2, resumen sintética pero expresivamente los patrones de distribución de las aves y sus niveles poblacionales en el área de estudio.

Considerando las variables ambientales que tienen un efecto significativo, a $p < 0,1$, sobre las 32 especies analizadas, en la tabla 1-5 se exponen los resultados de los análisis de regresión y correlación múltiple con cada una de las especies. En general, las variaciones de abundancia de las aves en la región altamente predecibles, a juzgar por los elevados coeficientes de determinación encontrados ($R^2 .100$). Los modelos con menor predecibilidad (menor del 40 %) se han obtenido para I. merula, P. major, S. serinus, especies generalistas ampliamente distribuidas por casi todos los medios del País Vasco atlántico (con excepción de las landas montanas). Por el contrario, en P. modularis, R. ignicapillus, S. atricapilla, S. borin, P. ochruros, E. rubecula, P. ater, P. cristatus, S. europaea, F. coelebs, E. citrinella y G. glandarius los modelos de regresión predicen más del 75 % de la variación observada en sus densidades. La media de los coeficientes de determinación para las 32 especies analizadas es del 68,1 %, con lo cual, y teniendo en cuenta que estas especies suponen más del 95 % de la cuantía de aves que puebla el País Vasco atlántico, puede decirse que la distribución de la avifauna en la región es un fenómeno altamente predecible.

Variación en la estructura de la ornitocenosis.

En la tabla 1-6 se muestran los valores de los parámetros ornitocenóticos descriptores de la estructura de las ornitocenosis ligadas a los siete medios definidos.

Los mayores valores de densidad (D) se alcanzan en los pinares (P) y robledales (RB) y los menores en los medios rocosos y arbustivos. Los hayedos (H) a pesar de su complejidad estructural y volumen de la vege-

tación mantienen una comunidad poco densa, equiparable a las campiñas (C).

La riqueza (S_{20} ; especies en 20 ha) es máxima en los robledales (RB) y campiñas (C) y mínima en los medios deforestados montanos (R y LM). Los hayedos (H) y pinares (P) muestran valores intermedios, siendo no obstante mayor en las repoblaciones. Hay que destacar que las campiñas, a pesar de su simplicidad estructural mantienen una gran cantidad de especies, muy superior a la de otros medios más complejos. Las landas montanas (LM) a pesar de poseer una estructura de la vegetación similar a la de las landas colinas (LC) tienen una riqueza mucho menor.

El índice de dominancia (ID_2) y la diversidad (H') proporcionan un mismo patrón organizativo aunque inverso. Los medios más diversos son las campiñas y robledales, y los menos las landas y roquedos montanos. Las landas colinas acogen a ornitocenosis más diversas que las montanas.

La densidad de migrantes transaharianos es máxima en las campiñas, intermedia en los robledales y landas colinas y mínima en hayedos y pinares. Los medios montanos deforestados (R y LM) presentan menores densidades de estas especies que las landas colinas. En cuanto al porcentaje de migrantes en las ornitocenosis ($\%_{MT}$), los mayores valores se alcanzan en los medios deforestados (R, LM, LC y C) y los menores en los forestales (especialmente en las repoblaciones).

La densidad de especies pertenecientes a la categoría biogeográfica de mediterráneos (D_M ; VOOUS 1960) es máxima en las campiñas (C) y mínima en los medios restantes (arbolados o no, montanos o colinos).

En la tabla 1-7 se muestran las correlaciones simples entre los pará-

metros que caracterizan la estructura de las ornitocenosis (densidad, D; riqueza, S_{10} ; dominancia, ID_2 ; diversidad, H' ; densidad e importancia relativa de los migrantes transaharianos, D_{MT} , $\%_{MT}$) y las variables ambientales. Por otro lado, en la tabla 1-8 se exponen los resultados del análisis de correlación parcial con estos dos grupos de variables.

La densidad de aves (D; aves/10 ha) se correlaciona positiva y negativamente con la cobertura de helechos (CH1), zarzas (CZ), altura media de los arbustos y arbolado (hA y hAA), número de troncos con más de 10 cm de \varnothing (nt2 y nt3), número de robles (ntQ), proporción de coníferas ($\% tc$) y número de especies de árboles, e inversamente con la altitud de las parcelas (H). Efectuando el análisis de correlación parcial se obtiene que las variables que inciden directamente sobre la densidad son, positivamente, la cobertura de zarzas, la altura de los arbustos, el número de troncos con más de 10 cm de \varnothing , la cantidad de robles y el número de especies de árboles, y negativamente, la cobertura de herbáceas y la altura de arbolado. Esto indica que la densidad de aves aumenta al crecer la biomasa vegetal arbustiva y arbórea y la riqueza de especies de árboles. Por otro lado, al ser mayor la cobertura de herbáceas (y por tanto menor la del estrato arbustivo) y la altura del arbolado (imponiendo gran monotonía estructural en las masas forestales densas en árboles debido a que restringen la llegada de la luz al suelo y por tanto el desarrollo del estrato arbustivo y subarbóreo) menor es la densidad. Esto es, las mayores abundancias de aves se alcanzan en el País Vasco atlántico en bosques estructuralmente muy complejos (estratos arbustivos -hA-, subarbóreo y arbóreo -nt2 y nt3-) y ricos en especies arbóreas (nsAA). Dado este grado de complejidad, la altura del arbolado conlleva una disminución de la abundancia. Respecto a la identidad de la vegetación,

destaca la gran importancia de las zarzas (Rubus spp.) y robles (ntQ), que deben brindar (a juzgar por su fuerte selección por las aves; ver n° Vs en tabla 1-4) unas mayores oportunidades de nidificación (sustento en arbustos y huecos en árboles) y alimentación. En conjunto, las variables cuyas correlaciones parciales con la densidad son significativas a $p < 0,1$ explican el 97,42 % de las variaciones observadas en la abundancia de aves ($r = 0,987$, $n = 20$, 8 variables, $p < 0,01$). La ecuación que modeliza la densidad es:

$$D = 17,98 - 0,14.CHb + 0,86.CZ + 14,59.hA - 3,35.hAA + 0,55.nt2 + 1,88.nt3 + 0,43.ntQ + 14,14.nsAA.$$

La riqueza de especies (S_{10} ; especies en 10 ha) se correlaciona negativamente con la altitud (H) y positivamente con las alturas de los arbustos y arbolado (hA y hAA), la densidad de troncos de 10-30 cm de diámetro (nt2), la densidad de robles (ntQ) y el número de especies arbóreas (nsAA). Efectuando un análisis de correlación parcial se obtiene que la altitud (negativamente) y la riqueza de especies arbóreas (positivamente) son las principales responsables de las variaciones en este parámetro ornitocenótico. La siguiente ecuación predice el 81,26 % de las variaciones de la riqueza ($r = 0,901$, $n = 20$, 3 variables, $p < 0,01$):

$$S_{10} = 9,01 - 0,26.CZ + 3,94.nsAA - 0,004.H$$

La dominancia (ID_2) se correlaciona inversamente con la altura del estrato arbustivo (hA) y riqueza de especies arbóreas (nsAA) y directamente con la altitud (H). El análisis de correlación parcial informa que sólo se relaciona significativamente ($p < 0,1$) con la altura de los arbustos (negativamente) y altitud de los medios (positivamente). Esto es, las orni-

tocenosis más dominantes (con menor equirreparto de efectivos de las distintas especies que las componen) habitan los sectores montanos y con menor desarrollo (en altura) del estrato arbustivo del País Vasco Atlántico. Estas dos variables predicen el 55,9 % de las variaciones en este parámetro ($r = 0,748$, $n = 20$, 2 variables, $p < 0,01$).

La diversidad (H') sólo se correlaciona significativamente con la altura del estrato arbustivo. Esto es, los medios con mayores diversidades de aves (mayores riquezas y equirrepartos) son aquellos que presentan un matorral bien desarrollado (en altura; independientemente de su cobertura). El valor predictivo de las variables ambientales es muy bajo: 37 % ($p < 0,01$).

Respecto a los migrantes transaharianos, son distintos los resultados que se obtienen al considerar la densidad de estas especies (D_{MT}) y su importancia dentro de la ornitocenosis (considerando la abundancia del resto de las especies no migrantes; $\%_{MT}$). La densidad de migrantes se correlaciona significativamente con la cobertura de herbáceas (CHb) y altura de los arbustos (hA) de modo directo, e inversamente con la pendiente del terreno. Esto es, su abundancia dentro del País Vasco atlántico es mayor en los lugares llanos (arbolados o no) con un estrato herbáceo desarrollado (gran cobertura) y arbustos altos. Mediante el análisis de correlación parcial se obtiene que son la cobertura de herbáceas y la altura del matorral las dos únicas variables relacionadas con la densidad de migrantes, siendo la variación de este parámetro altamente predecible: 63,03 % ($r = 0,794$, $n = 20$, 2 variables, $p < 0,01$)

$$D_{MT} = -3,56 + 0,074 \cdot CHb + 5,05 \cdot hA$$

Por el contrario, aunque la proporción de migrantes transaharianos se correlaciona (correlaciones simples) con siete variables a $p \leq 0,05$, ninguna ejerce un efecto significativo sobre este parámetro ornitocenótico al considerarla independiente (correlaciones parciales).

CONCLUSIONES

Aunque el carácter de este primer capítulo es fundamentalmente observacional descriptivo, hay algunos hechos que resultan relevantes al considerarlos a la luz de otros estudios biogeográficos regionales. Por tanto, las principales conclusiones emanadas de los análisis precedentes son las siguientes:

- existen fuertes relaciones entre avifauna y características físicas del ambiente que se manifiestan en marcadas selecciones de hábitat por parte de las especies.
- en general, la variación de abundancia de cada especie es un fenómeno altamente predecible para cuya explicación las variables medidoras de la estructura de la vegetación desempeñan un papel muy importante.
- las relaciones encontradas con las variables físicas ambientales deben ser consideradas casuales o "pseudocausales", ya que estas ejercerían su influencia indirectamente (causalmente) a través de la nidificación, alimentación, lugares de marcaje del territorio, etc.
- existe una estrecha relación entre abundancia de las especies y amplitud de hábitat, lo cual indica que, a nivel regional interhábitats, los niveles poblacionales de las especies son resultado de su versatilidad a la hora de habitar en distintos ambientes y de la disponibilidad

de sus hábitats seleccionados. Todos estos hechos apoyan la hipótesis de HILDEN (1965) según la cual las características físicas del ambiente ocupado por una especie (especialmente estructura de la vegetación) son de primordial importancia determinando su distribución.

- las prácticas humanas sobre el paisaje (talas, cultivos, repoblaciones, etc.) han perjudicado a unas especies y favorecido a otras, no pudiéndose afirmar que sus efectos hayan sido absolutamente negativos. Las especies más perjudicadas han sido las ligadas fundamentalmente a los robledales. Considerando la gran importancia que tienen los robles en la selección de hábitat de las especies y determinación de la estructura de sus ornitocenosis, se recomienda la preservación de los últimos robledales existentes en la región, y la no eliminación de los robles en estado de regeneración en campiñas, landas y repoblaciones.
- la altitud sobre el nivel del mar es un factor importante distinguiendo la ornitocenosis; manifiesta su efecto con mayor fuerza en los medios deforestados.
- a pesar de su distinta composición florística y estructura de la vegetación las avifaunas ligadas a medios forestales son más similares entre si que las asociadas a las formaciones herbáceas o arbustivas más homogéneas.
- los migrantes transaharianos ocupan preferentemente los hábitats con los estratos herbáceo y arbustivo más desarrollados, sin atender a la complejidad global de la estructura de la vegetación (medios arbolados o no).

Apéndice 1: clave de las variables ambientales utilizadas.

CR: Cobertura de roca (%)

CHb: Cobertura de herbáceas (%)

CHl: Cobertura de helechos (%)

CA: Cobertura de arbustos (%)

CZ: Cobertura de zarzas (Rubus spp.; %)

CB: Cobertura de brezos (Erica spp. y Calluna vulgaris; %)

CT: Cobertura de plantas espinosas (Ulex spp fundamentalmente)

hA: altura media de los arbustos (en m)

hAA: altura media del arbolado (en m)

ntl: número de troncos/0,2 ha de más de 2 m de altura y menos de 10 cm de \varnothing

nt2: idem del anterior pero de 10-30 cm de \varnothing

nt3: idem del ntl pero de más de 30 cm de \varnothing

ntF: número de troncos de Fagus sylvatica en 0,2 ha (con más de 2 m de altura)

ntQ: idem pero para troncos de Quercus spp.

nsAA: número de especies de árboles en 0,2 ha

H: altitud sobre el nivel del mar

Pte: pendiente del terreno

%tc: porcentaje de troncos de coníferas (casi exclusivamente Pinus radiata)

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
CR	41,9	0,2	9,1	3,2	2,9	0,0	0,4	0,0	0	0,7	0	0	0
CHb	52,6	98	74	72,6	43,2	81,5	63,1	84,5	82,3	77	19,6	36,4	57
CH1	0	0	0	0	0,1	0,5	20,2	0	0	1,5	40,6	33,7	13,7
CA	6,3	1,5	14,5	20,6	54,4	8,3	13,3	0,7	1,7	12,8	49,5	5	9,1
CZ	0	0	0	0	0	0,1	0,4	0,2	0,7	2,2	3,6	2,3	4,9
CB	1,3	0,9	12,1	2,2	53,3	5,2	0,2	0	0	0	37,3	1,2	3,5
CT	4,9	0,6	2	18,3	0	0,9	9,7	0	0	0,3	8,8	0,5	0,4
hA	0,3	0,1	0,1	0,4	0,2	0,3	0,4	0,5	0,9	1,6	0,3	0,6	0,5
hAA	0,1	0	0,2	0	0	0,1	0,3	0,4	2,3	6,5	3,2	10,7	14,7
nt1	0	0	0,2	0	0	0	1,8	0,3	2,2	16,4	397,8	2	2,4
nt2	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	1,6	10,7	0	63,1	6,7
nt3	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,4	0	6,3	25,4
ntF	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,1
ntQ	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0,2	3,8	0,1	0,5	1,2
nsAA	0	0	0	0	0	0	0,1	0,2	0,9	3,1	1,1	1,5	1,6
H	1284,5	1164,3	1163,1	1206,3	1091,5	75	288,6	312,5	245,8	257,5	437,5	550	712,5
Pte	2,2	1	1,6	1,5	0,7	1,0	2,1	0,1	0,6	0,7	2,0	1,9	2
%tc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5,1	99,6	98,9	89,6

	14	15	16	17	18	19	20
CR	0,0	0	0	0	0,2	0	8,7
CHb	31,1	32,3	37	31,9	5,3	4,9	22,2
CHl	32,3	21,4	7,4	1,2	7,2	20,9	1,5
CA	24,5	25	53,1	30,8	36,4	25,2	3,5
CZ	22,2	21,7	5,2	3,9	0,8	0	0,4
CB	0,2	0,1	28,6	0	30,7	21,1	0,1
CT	1,4	0,1	7	0	0,4	0,1	0
hA	0,4	0,5	0,7	1,7	0,6	0,6	0,6
hAA	14,7	18,2	13,7	15,9	14,6	15,6	20,9
nt1	24,8	19,1	30,7	23	30,9	15,1	2,1
nt2	40,7	21,4	14,6	35,2	29,1	22,4	11,1
nt3	13,4	16,5	7,8	8,3	6,2	7,8	28,5
ntF	0	0,2	0,5	25,6	55,6	43,3	41
ntQ	15,5	10,3	36,3	20	5,9	1,1	0
nsAA	2,9	3,6	2,4	3	2,2	1,5	1,2
H	337,5	312,5	626,3	687,5	622,3	659,4	1050,0
Pte	1,9	1,6	1,1	1,4	1,8	1,4	1,8
%tc	74,1	69,6	1,9	0	0	0	0

Apéndice 2: Características de los 20 medios considerados. Para las siglas de las variables ver el Apéndice 1.

Tabla 1-1: Densidad (aves/10 ha) de las especies en Roquedos montanos (R), Landas montanas (LM), Landas colinas (LC), Campiñas (C), Repoblaciones de Pinus radiata (P), Robledales RB) y Hayedos (H).

ha: hectáreas censadas. Ver Area de Estudio para las características ambientales de estas formaciones.

	R	LM	LC	C	P	RB	H
A. rufa	-	0,09	-	-	-	-	-
S. turtur	-	-	-	1,75	-	-	-
C. palumbus	-	-	-	-	0,13	0,50	1,26
C. canorus	-	-	-	0,13	-	0,50	0,11
D. major	-	-	-	-	0,38	0,50	0,11
J. torquilla	-	-	-	0,13	-	-	-
A. arvensis	-	3,66	0,40	0,50	-	-	-
A. trivialis	-	-	4,20	0,63	0,38	-	-
A. spinoletta	0,73	1,87	-	-	-	-	-
M. alba	-	-	0,20	-	-	-	-
M. flava	-	-	-	0,25	-	-	-
M. cinerea	-	-	-	0,13	-	-	-
P. modularis	2,91	0,77	2,00	0,13	2,13	1,50	-
P. collaris	-	0,09	-	-	-	-	-
L. collurio	-	-	0,60	3,13	-	-	-
L. naevia	-	-	0,20	-	-	-	-
C. cetti	-	-	-	1,00	-	-	-
R. ignicapillus	-	-	-	0,13	13,75	3,00	7,66
P. collybita	-	-	0,20	1,13	1,75	3,50	-
P. bonelli	-	-	-	-	-	2,00	-
H. poliglotta	-	-	-	1,00	-	-	-
S. atricapilla	-	-	0,20	3,00	1,38	2,50	1,83
S. borin	-	-	-	0,88	-	2,50	0,69
M. striata	-	-	-	1,00	-	-	-
F. hypoleuca	-	-	-	-	-	0,50	-
S. torquata	-	0,34	3,40	1,88	-	-	-
P. ochruros	3,27	0,51	0,60	-	-	-	-
O. oenanthe	2,91	1,96	-	-	-	-	-
L. megarhynchos	-	-	-	0,25	-	-	-
E. rubecula	-	-	0,20	1,25	4,00	3,00	3,31
Turdus merula	-	-	-	2,50	0,38	2,00	0,69
T. viscivorus	-	-	-	-	-	1,50	0,23
T. philomelos	-	-	-	0,13	0,25	-	1,60

	R	LM	LC	C	P	RB	H
P. ater	-	-	-	-	12,00	1,50	1,37
P. Caeruleus	-	-	-	0,13	-	8,50	2,17
P. cristatus	-	-	-	-	4,38	0,50	1,37
P. major	-	-	0,40	1,75	0,88	1,00	1,14
P. palustris	-	-	-	-	0,25	2,50	2,40
A. caudatus	-	-	-	0,25	1,50	3,00	0,34
S. europaea	-	-	-	-	-	3,50	0,69
C. brachydactyla	-	-	-	-	3,13	2,00	2,51
T. troglodytes	-	-	1,20	1,00	1,38	0,50	0,46
F. coelebs	-	-	-	0,25	10,50	2,00	4,46
C. carduelis	-	-	-	0,25	-	-	-
C. chloris	-	-	-	2,88	-	-	-
S. serinus	-	-	-	1,25	0,13	0,50	-
S. citrinella	-	-	-	-	0,38	-	-
A. cannabina	0,36	0,68	-	0,50	-	-	-
P. pyrrhula	-	-	-	-	-	1,00	-
E. calandra	-	-	0,80	2,38	-	-	-
E. cia	-	-	0,20	-	0,25	-	-
E. cirrus	-	-	-	1,75	-	-	-
E. citrinella	-	-	1,00	0,88	-	-	-
P. domesticus	-	-	-	0,38	-	-	-
P. montanus	-	-	-	2,38	-	-	-
G. glandarius	-	-	-	-	0,75	0,50	0,11
P. pica	-	-	-	0,25	-	-	-
P. pyrrhocorax	-	0,17	-	-	-	-	-
P. graculus	1,45	0,09	-	-	-	-	-
C. corone	-	-	-	-	0,13	-	-
Indeterminados	-	-	0,20	1,13	1,25	3,50	1,14
ha	27,5	117,5	50,0	80,0	80,0	20,0	87,5

		D_G	D'_G	AH
A. rufa		0,014		
S. turtur	STT	0,163		0,093
C. palumbus	COL	0,133		0,119
C. canorus		0,022		
D. major	DM	0,242		0,434
J. torquilla		0,012		
A. arvensis	AA	0,642	0,000	0,326
A. spinoletta	AS	0,299	0,011	0,169
A. trivialis	AT	0,622	0,000	0,245
M. alba		0,016		
M. cinerea		0,012		
P. modularis	PRM	1,647	0,996	0,427
P. collaris		0,014		
L. collurio	LC	0,338	0,000	0,172
L. naevia		0,016		
C. cetti	CTC	0,093	0,000	0,093
R. ignicapillus	RI	8,713	4,586	0,616
P. collybita	PHC	1,229	2,223	0,401
P. bonelli	PHB	0,024	1,270	0,012
H. polyglotta	HP	0,093	0,000	0,093
S. atricapilla	SA	1,235	2,228	0,320
S. borin	SB	0,138	1,829	0,143
M. striata	MS	0,093	0,000	0,093
F. hypoleuca		0,006	0,318	
S. torquata	ST	0,496	0,000	0,232
P. ochruros	PO	0,175	0,049	0,210
O. oenanthe	OO	0,345	0,044	0,169
L. megarhynchos		0,023		
E. rubecula	ER	2,730	3,064	0,500
T. merula	TM	0,514	1,512	0,211
T. viscivorus	TV	0,027	1,033	0,050
T. philomelos	TPH	0,225	0,560	0,230
P. ater	PA	7,378	1,432	0,659
P. caeruleus	PCA	0,197	6,157	0,062

		D_G	D_G'	AH
P. cristatus	PCR	2,725	0,797	0,659
P. major	PM	0,786	1,034	0,391
P. palustris	PP	0,273	2,428	0,099
A. caudatus	AC	0,986	2,024	0,394
S. europaea	SE	0,068	2,464	0,050
C. brachydactyla	CB	2,026	2,149	0,460
T. troglodytes	TT	1,052	0,479	0,526
F. coelebs	FC	6,611	2,831	0,674
C. carduelis	CC	0,023	0,000	0,093
C. chloris	CCH	0,268	0,000	0,093
S. serinus	SS	0,201	0,375	0,174
S. citrinella	SC	0,231	0,000	0,609
A. cannabina	ACC	0,157	0,005	0,262
P. pyrrhula	PYP	0,012	0,635	0,012
E. calandra	ECA	0,285	0,000	0,172
E. cia	ECI	0,168	0,000	0,635
E. cirrus	ECR	0,163	0,000	0,093
E. citrinella	ECT	0,161	0,000	0,172
P. domesticus		0,035		
P. mantonus	PMO	0,221	0,000	0,093
G. glandarius	GG	0,467	0,356	0,601
P. pica		0,023		
P. pyrrhocorax		0,026		
P. graculus		0,036		
C. corone		0,079		

Tabla 1-2: Densidad media de las especies en el área de estudio (D_G ; aves/10 ha) y densidad potencial considerando la existencia de las formaciones vegetales autóctonas en su estado primigenio (D_G' ; aves/10 ha). Ver Métodos y Análisis. AH: amplitud de hábitat.

	PC1	PC2	PC3	PC4
CR		-0,832		
CHb	-0,964			
CH1	0,780		0,534	
CA	0,759		-0,612	
CZ	0,784			
CB			-0,666	
CT				-0,667
hA		0,544		0,657
hAA	0,881			
nt1	0,554			
nt2	0,848			
nt3	0,860			
ntF	0,610			0,581
ntQ	0,722		-0,539	
nsAA		0,591		0,508
H		-0,872		
Pte	0,742			
%tc	0,612		0,731	
A.V.	7,777	2,962	2,555	2,188
% σ^2	43,204	16,457	14,192	12,153
$\Sigma \% \sigma^2$	43,204	59,761	73,953	86,106

Tabla 1-3: Análisis de las Componentes Principales con la matriz de las preferencias de hábitat de las 42 especies más abundantes.

Tabla 1-4: Resultados del análisis de correlación parcial entre variables físicas ambientales y densidad de las 32 especies más abundantes en el área de estudio. Los signos denotan el carácter positivo o negativo de la correlación. (+), (-): $p < 0,1$; -, +: $p < 0,05$ --, ++: $p < 0,01$.
nº VS: número de correlaciones significativas a $p < 0,1$.

	STT	AA	AS	AT	PRM	LC	RI	PHC	SA	SB	SXT	PHO	OO	ER	TM	TPH	PA	PCA
CR												++	(+)					
CHb																		
CH1																		
CA													+					
CZ							+	(+)									++	
CB		++	++															
CT					++													
hA									++	++			+		(+)	+		
hAA			(-)															
nt1					++													
nt2							++										++	
nt3							(+)											
ntF																		
ntQ								(+)		++								++
nsAA		(-)		--							--						--	
H			++	--		-					--							
Pte	(-)	-			(+)	-												
%tc														++			++	

	PCR	PM	PPA	AC	SE	CB	TT	FC	SS	CCH	ECA	ECR	ECT	GG	n ^o vS
CR															2
CHb								(+)							1
CHl															0
CA					(+)										2
CZ	++			++			+	(+)						++	8
CB															2
CT															1
hA			-		++		+		(+)	++		++			11
hAA	+				++			-							4
nt1															1
nt2	(+)					(+)		++						++	6
nt3								++							2
'ntF			++												1
ntQ			++	++	++	(+)								+	8
nsAA	--				--						-		--	-	9
H		(-)									-		--		7
Pte										-	-	(-)	-		8
%tc	++							+							4

		$R^2 \times 100$
STT	D= 1,220-0,690.Pte	42,40
AA	D= 2,081+0,059.CB-0,412.nsAA-1,070.Pte	57,68
AT	D= 3,352-0,692.nsAA-0,0027.H	55,90
AS	D= 0,220+0,021.CB-0,036.hAA+0,0009.H	64,84
PRM	D= -0,697+0,168.CT+0,0088.nt1+0,812.Pte	87,50
LC	D= 2,775-0,001.H-1,130.Pte	55,22
RI	D= -0,095+0,394.CZ+0,239.nt2+0,195.nt3	79,62
PHC	D= 0,068+0,108.CZ+0,060.ntQ	61,87
SA	D= -1,034+3,899.hAA+0,046.ntQ	89,55
SB	D= -0,534+1,488.hA+0,043.ntQ	76,79
PHO	D= 0,030+0,074.CR	84,06
SXT	D= 3,170-0,749.nsAA-0,0024.H	64,73
OO	D= -0,463+0,057.CR+0,0011.H	46,34
ER	D= -0,890+0,031.CA+1,331.hA+0,973.nsAA+0,022.%tC	88,29
TM	D= -0,211+1,620.hA	31,08
TPH	D= -0,245+0,762.hA+0,030.ntF	66,25
PA	D= 0,100+0,455.CZ+0,092.nt2-0,771.nsAA+0,060.%tC	98,09
PCA	D= -0,059+0,190.ntQ	68,21
PCR	D= 0,055+0,129.CZ+0,111.hAA+0,017.nt2-0,663.nsAA+ 0,018.%tC	94,82
PM	D= 1,425-0,0011.H	21,86
PPA	D= -0,184+0,047.ntF+0,097.ntQ	62,93
AC	D= 0,012+0,065.CZ+0,057.ntQ	74,38
SE	D= -0,324+0,007.CA+0,824.hA+0,0465.hAA+0,095.ntQ- 0,570.nsAA	93,24

		$R^2 \times 100$
CB	$D = -0,081 + 0,045.nt^2 + 0,083.nt^3 + 0,078.ntQ$	69,87
TT	$D = -0,518 + 0,092.CZ + 1,528.hA$	74,13
FC	$D = -1,731 + 0,023.CHb + 0,087.CZ - 0,286.hAA + 0,175.nt^2 +$ $0,512.nt^3 + 0,031.\%tc$	97,44
SS	$D = -0,309 + 0,971.hA$	38,76
CCH	$D = 0,807 + 1,536.hA - 0,877.Pte$	49,12
ECA	$D = 3.265 - 0,379.nsAA - 0,0014.H - 1,021.Pte$	61,47
ECT	$D = 1,401 - 0,240.nsAA - 0,001.H - 0,156.Pte$	81,93
ECR	$D = 0,323 + 1,129.hA - 0,487.Pte$	45,23
GG	$D = 0,016 + 0,029.CZ + 0,015.nt^2 + 0,0075.ntQ - 0,145.nsAA$	86,24

Tabla 1-5: Ecuaciones de regresión múltiple para las 32 especies mejor datadas. D: aves/10 ha. Para el resto de las siglas ver el Apéndice 1.

	R	LM	LC	C	P	RB	H
D	11,64	10,21	16,00	38,25	61,38	54,00	34,17
S ₂₀	5,01	6,99	12,63	23,69	17,38	24,13	13,61
ID ₂	53,13	55,00	48,10	16,50	42,83	23,30	36,68
H'	1,59	1,82	2,23	3,19	2,32	2,97	2,59
D _{MT}	2,91	1,96	5,00	9,13	0,38	5,00	0,80
% MT	25,00	19,17	31,25	24,58	0,62	9,71	2,42
D _M	0	0,09	0	5,00	0,13	0,50	0

Tabla 1-6: Densidad (aves/10 ha; D), riqueza (S₂₀ ; especies en 20 ha), dominancia (ID₂ ; % de las dos especies más abundantes), diversidad (H'), densidad de migrantes transaharianos (D_{MT} ; aves/10ha), porcentaje de migrantes transaharianos (%_{MT}) y densidad de elementos mediterráneos (D_M) de las ornitocenosis asociadas a los siete tipos principales de medios del País Vasco atlántico. Para el resto de los símbolos ver Tabla 1-1.

	D	S ₁₀	ID ₂	H'	D _{MT}	% _{MT}
CR	-0,319	-0,358	0,153	-0,090	-0,029	0,237
CHb	-0,426	-0,310	0,373	0,286	0,518	0,636
CH1	0,452	0,220	-0,227	-0,201	-0,375	-0,456
CA	0,220	0,198	-0,114	-0,125	-0,271	-0,387
CZ	0,750	0,425	-0,181	-0,069	-0,263	-0,389
CB	-0,178	-0,057	0,055	-0,157	-0,273	-0,263
CT	-0,311	-0,278	0,142	-0,149	-0,081	0,183
hA	0,575	0,671	-0,586	0,608	0,541	-0,097
hAA	0,716	0,600	-0,440	-0,075	-0,292	-0,631
nt1	0,044	0,020	-0,162	-0,051	-0,203	-0,260
nt2	0,708	0,471	-0,281	-0,069	-0,235	-0,491
nt3	0,490	0,321	-0,136	-0,192	-0,371	-0,524
ntF	0,055	0,138	-0,297	-0,145	-0,284	-0,356
ntQ	0,620	0,598	-0,374	-0,023	-0,027	0,0272
nsAA	0,930	0,835	-0,586	0,327	0,066	-0,502
H	-0,472	-0,591	0,635	-0,297	-0,402	-0,101
Pte	0,167	-0,165	0,074	-0,393	-0,486	-0,255
%tc	0,523	0,211	-0,052	-0,142	-0,352	-0,457

Tabla 1-7: Correlaciones simples entre las variables físicas ambientales y los parámetros descriptores de la estructura de las ornitocenosis
Ver Apéndice 1 y Tabla 1-6 para las siglas.

	D	S ₁₀	ID ₂	H ⁻	D _{MT}	%MT
CR						
CHb	-0,403				0,629	0,021
CH1	0,125					0,005
CA						-0,273
CZ	0,481	-0,394				0,043
CB						
CT						
hA	0,596	-0,076	-0,389	0,608	0,635	-0,062
hAA	-0,466	-0,007	-0,268			
nt1						
nt2	0,722	-0,117				-0,105
nt3	0,518					-0,049
ntF						
ntQ	0,708	0,352				
nsAA	0,496	0,515	0,069			0,047
H	-0,369	-0,595	0,576		-0,333	
Pte						
%tc	0,218				-0,042	-0,124
R ²	0,975	0,819	0,559	0,370	0,630	—

Tabla 1-8: Análisis de correlación parcial entre las variables ambientales y parámetros ornitocenóticos. R²: coeficiente de determinación de la regresión múltiple con las variables cuyas correlaciones parciales son significativas a $p < 0,1$.

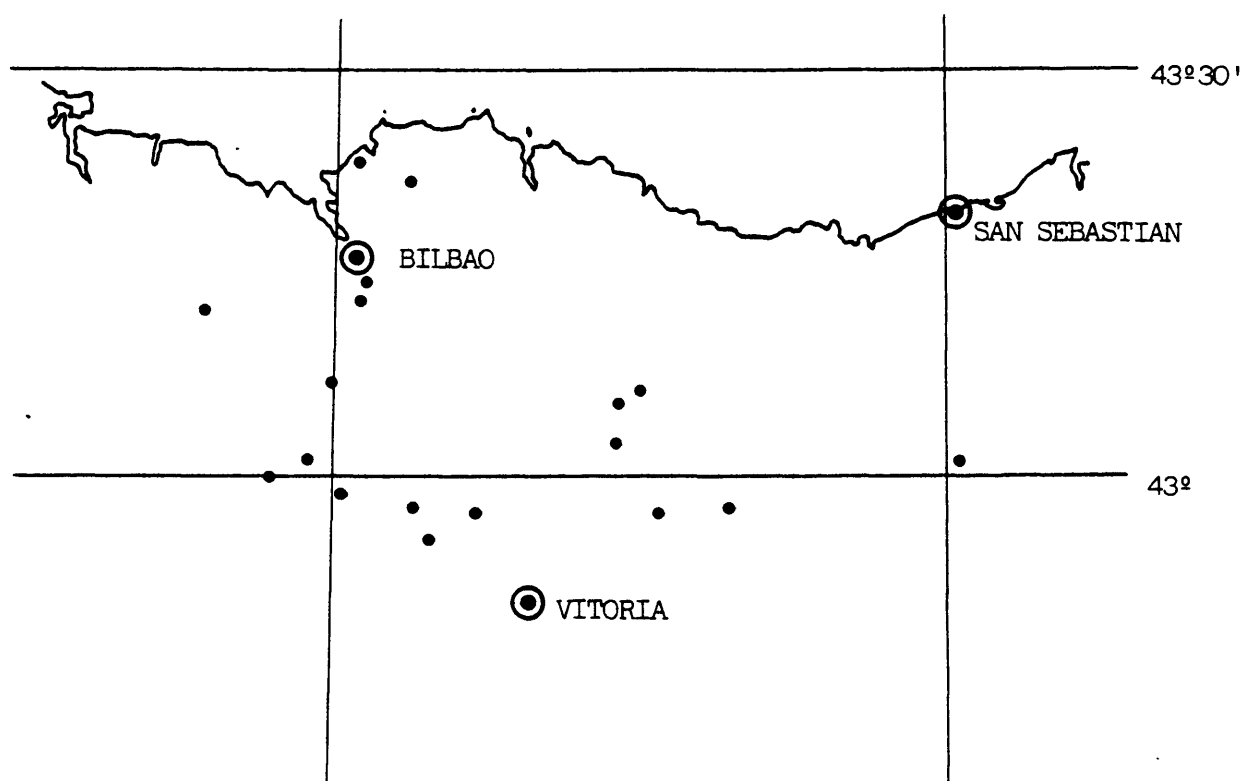


Figura 1-1: Area de estudio y situación de 18 localidades de muestreo.

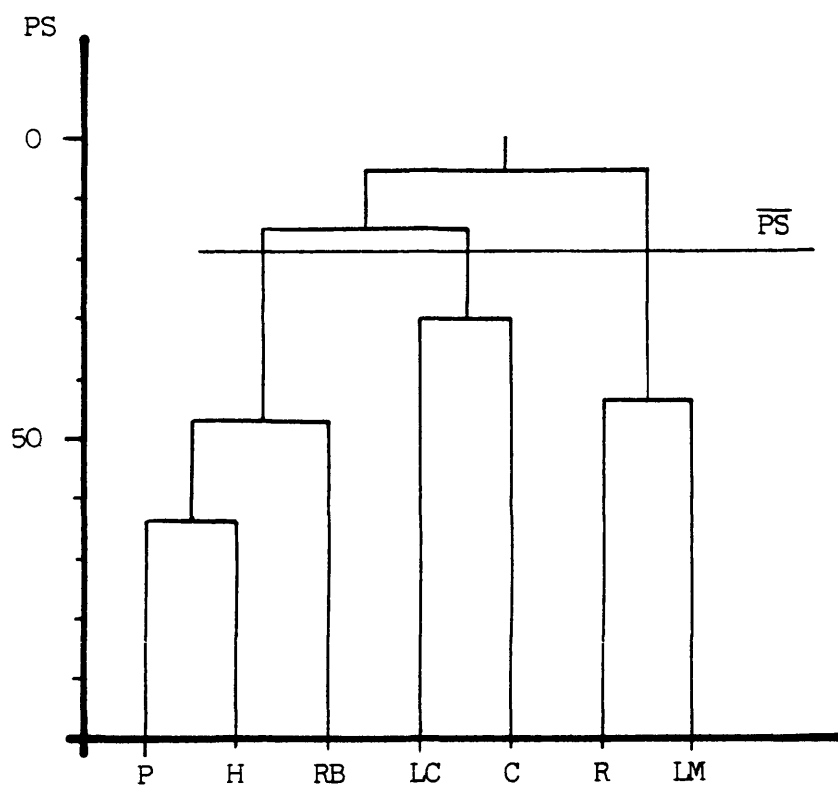


Figura 1-2: Dendrograma de afinidad entre las ornitocenosis ligadas a los siete tipos de paisajes. Para las siglas ver Tabla 1-1. PS: índice de similitud de proporciones. \overline{PS} : valor medio.

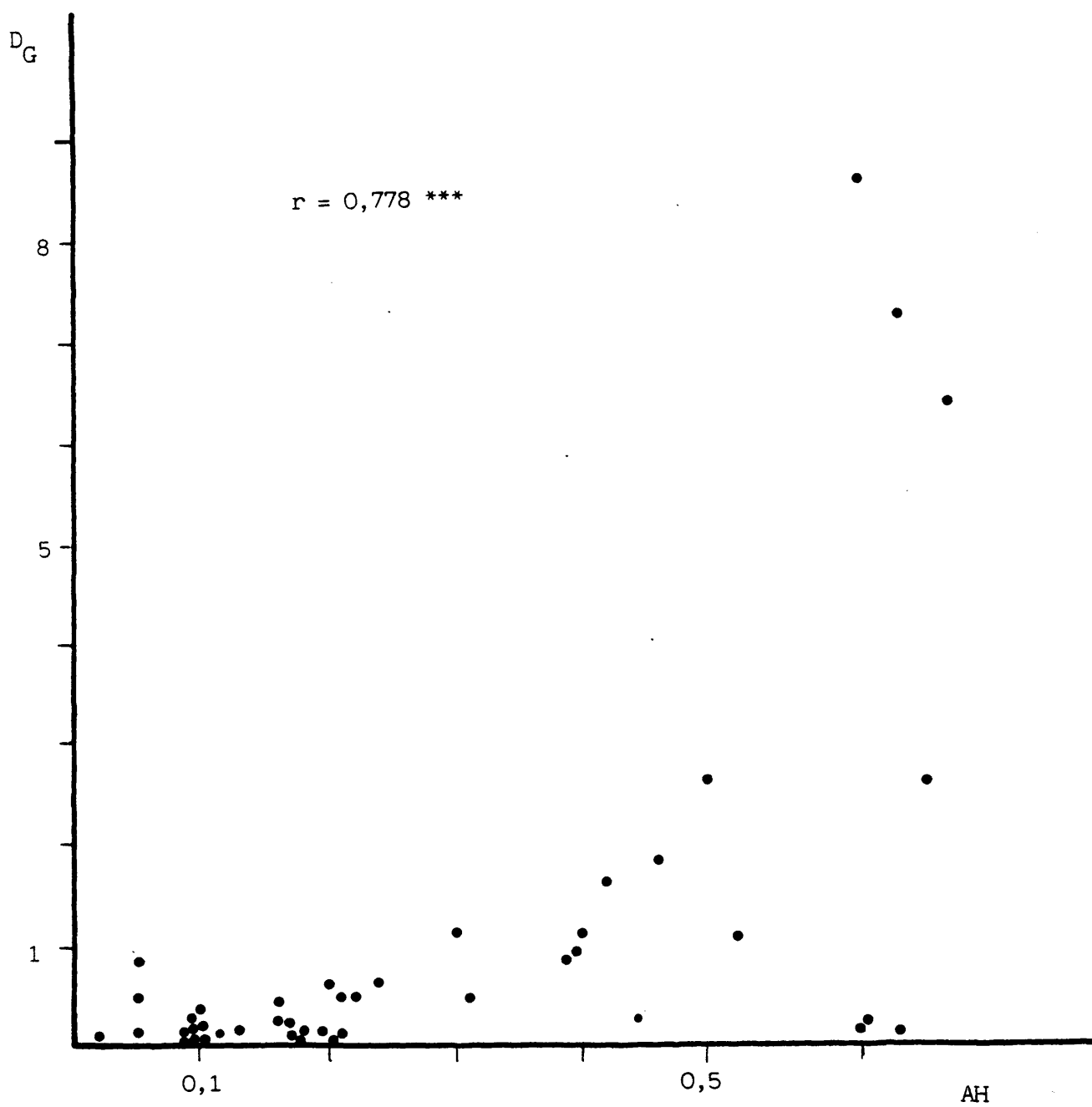


Figura 1-3: Relación entre amplitud de hábitat (AH) y densidad global de las especies en el área de estudio (D_G).

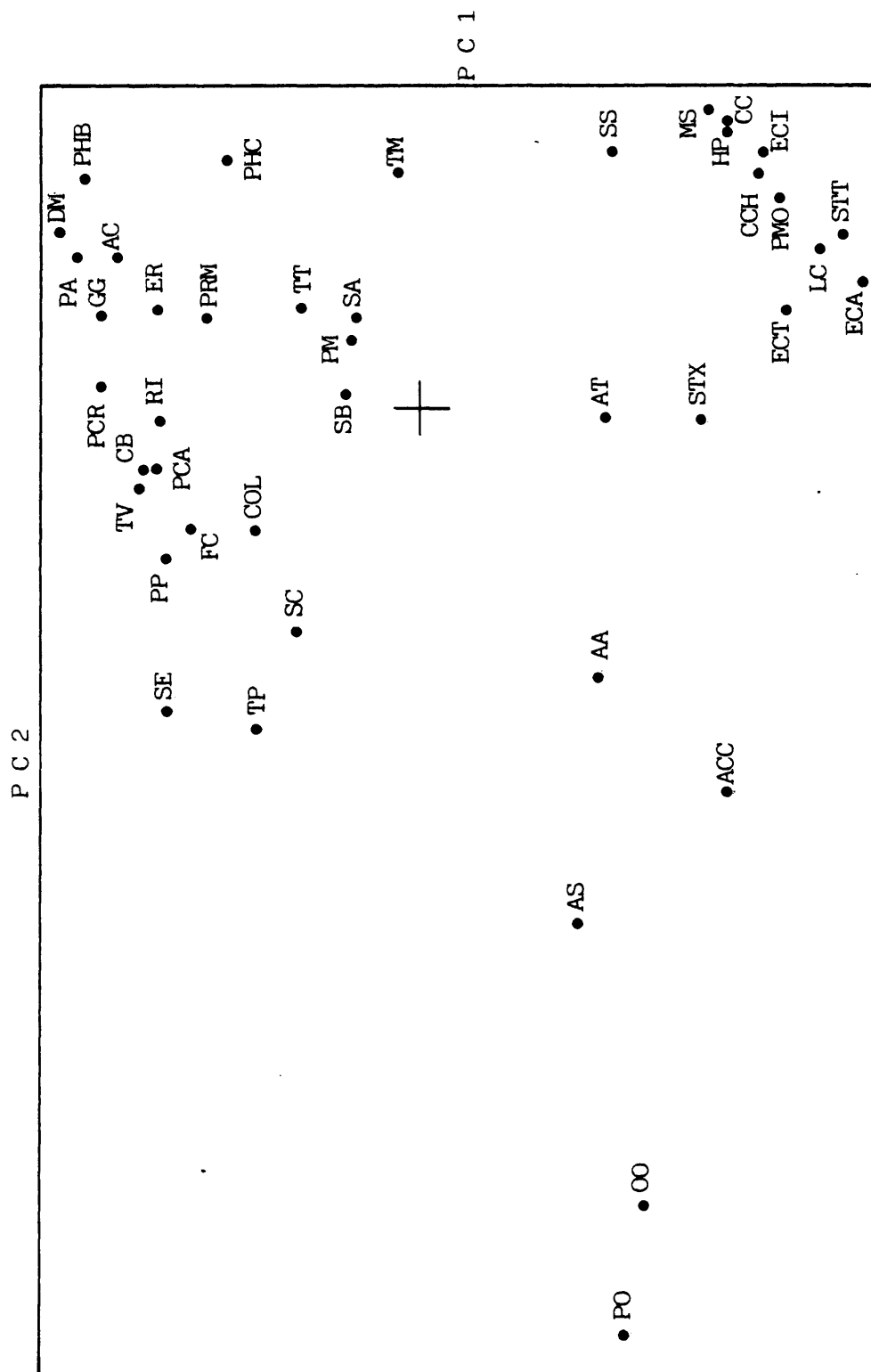


Figura 1-4: Situación media de las especies en el plano definido por PC1 y PC2.

CAPITULO 2

AVIFAUNA REPRODUCTORA ASOCIADA A LAS REPOBLACIONES INDUSTRIALES DE
PINUS RADIATA: ANALISIS PSEUDOSUCESIONAL Y COMPARADO.

INTRODUCCION

Desde la década de los 50 se ha llevado a cabo una amplia campaña de repoblación forestal con coníferas sobre gran parte del territorio de la Península Ibérica (ver ICONA 1979). Una de las zonas que ha sido más afectada por esta política forestal es el Norte de España (provincias de Vizcaya y Guipúzcoa principalmente), donde las plantaciones industriales de Pinus radiata (especie originaria del Oeste de California, también plantada en Chile, Sudáfrica y Nueva Zelanda) cubren en la actualidad un 35% de su superficie (ICONA 1979). Estas repoblaciones, utilizadas fundamentalmente para la obtención de pasta de papel, han originado un abigarrado mosaico forestal en el que es posible encontrar parcelas con diferente grado de desarrollo debido a las continuas plantaciones, talas y prácticas selvícolas (ver, por ejemplo, PELLON 1966). A pesar de esta vasta remodelación del paisaje, falta un detallado análisis de las preferencias de hábitat de las especies de aves que pueblan las repoblaciones, así como un estudio que, desde una perspectiva sucesional (realmente pseudosucesional, habida cuenta de las prácticas selvícolas efectuadas a lo largo del crecimiento del pinar), de con la variación de la composición y estructura de la ornitocenosis (ver, por ejemplo, BLONDEL 1986).

Por este motivo, el presente trabajo, entroncado dentro del contexto de los análisis que valoran el impacto del manejo del medio sobre las aves forestales (por ejemplo TITTERINGTON et al. 1979, BLAKE 1982, JOHNSON y LANDERS 1982, LYNCH y WHIGHAM 1984, MANNAN y MESLOW 1984, POTTI 1985a,

SMITH 1985, ZARNOWICH y MANUVAL 1985) y utilizando el potencial descriptivo y exploratorio de las técnicas multivariantes (en esta ocasión el Análisis de las Componentes Principales; ver, por ejemplo, CAPEN 1981 y los trabajos allí presentados), analizará las siguientes cuestiones:

- ¿A qué especies de aves favorecen y perjudican las plantaciones industriales de Pinus radiata?
- ¿Qué variables estructurales determinan la riqueza y densidad de aves?
- velocidad de creación de comunidades de aves diversificadas
- Recomendaciones para una gestión forestal que favorezca a la aves.

MATERIAL Y METODOS

AREA DE ESTUDIO

Durante los meses de Mayo y Junio de 1985 se estudiaron masas forestales de Pinus radiata situadas en siete localidades de las provincias de Vizcaya, Alava y Guipúzcoa entre los 80 y 650 m.s.n.m.. Asimismo se muestrearon bosques caducifolios autóctonos compuestos fundamentalmente por Fagus sylvatica y en menor medida por Quercus robur, Q. petraea y Q. pyrenaica, situados en tres localidades de Alava y Guipúzcoa entre los 600 y 800 m.s.n.m..

Todas las zonas estudiadas se situaron dentro del País Vasco Atlántico (43°N 3°W) en la Región Eurosiberiana de la Península Ibérica (Rivas Martínez 1981). Para las características climatológicas del área de estudio véase ELIAS Y RUIZ (1977).

METODOS DE MUESTREO

Para el estudio de la avifauna se empleó el método del taxiado (JARVINEN y VAISANEN 1975 y TELLERIA 1986) con bandas de 25 m a cada lado del trayecto. Los censos se compartimentaron en muestras de 2,5 ha (500 m de longitud por 50 m de anchura). Para la serie pseudosucesional de Pinus radiata se efectuaron 59 muestras (147,5 ha), mientras que para los bosques caducifolios la superficie censada fué de 52,5 ha (21 muestras).

Para estudiar la estructura de la vegetación dentro de cada muestra se establecieron cinco parcelas circulares de 25 m de radio espaciadas 100 m entre si. En cada una de estas parcelas se cuantificaron 14 variables. Las estimas de cobertura se efectuaron visualmente siguiendo el procedimiento propuesto por PRODON (1976). La estructura de la vegetación de cada muestra de 2,5 ha se estimó mediante la media de cada variable en las cinco parcelas circulares. Aunque estas medidas también se tomaron en los bosques caducifolios censados, no se utilizarán en este estudio.

ANALISIS DE DATOS

Para el análisis de las diferencias entre las abundancias de las especies en bosques caducifolios y repoblaciones maduras de Pinus radiata, se ha recurrido a la comparación de las frecuencias de aparición de cada especie en las muestras de 2,5 ha en ambos medios. Para ello se ha utilizado el test de la t de Student para comparar proporciones observadas en series de datos independientes (SOKAL y ROHLF 1979). El empleo de la frecuencia en el análisis estadístico de las diferencias de abundancia tiene como ventaja el poder estudiar especies escasas que no muestran distribuciones

normales (requisito del test de la t para medias), o que presentan muchas repeticiones (ceros o unos) con lo que se hace difícil la aplicación del test no paramétrico de la U de MANN-WHITNEY. Esta aproximación al estudio de diferencias en densidades se ha efectuado considerando la estrecha relación existente entre frecuencia y densidad en la distribución de las aves en el período reproductor (FRELIN 1982).

En el análisis de los datos relativos a la estructura de la vegetación de las 59 muestras representativas de la serie pseudosucesional de Pinus radiata, se ha utilizado el Análisis de las Componentes Principales (ACP; NIE et al. 1975, BHATTACHARYYA 1981). Una vez obtenidos los factores, CP-1 se dividió en cinco sectores (S1, ... ,S5) de igual amplitud en los que se incluyeron las 59 muestras. Cada uno de estos sectores fue tratado como una unidad para la cual se obtuvo la media de cada variable estructural, la densidad de cada especie y el valor de cada parámetro ornitocenótico (véase ROTENBERRY y WIENS 1980 y CARRASCAL Y TELLERIA 1985a para el empleo de un procedimiento similar). Así mismo se obtuvo la situación media ponderada de cada especie en los factores más representativos mediante la ecuación:

$$S_{CP} = \sum_{i=1}^{59} FSM_i \cdot n_i$$

donde S_{CP} es la situación media de la especie en el factor, FSM_i la situación de la muestra i en la componente y n_i el número de individuos en la muestra i.

Acompañando a esta técnicas multivariantes se han utilizado otros tests estadísticos que se citan en su momento en el texto (ver SOKAL y ROHLF

1979 y CALVO 1982).

Los parámetros ornitocenóticos utilizados en el estudio de las comunidades han sido la riqueza media (\bar{S} ; número medio de especies en parcelas de 2,5 ha), número de especies en 30 ha (S_{30} ; JAMES y RATHBURN 1981), equitabilidad (J ; según el índice de ALATALO y ALATALO 1980), diversidad (H' ; índice de SHANNON y WEAVER 1949; valores en nats) y tasa de cambio en la composición y diversidad de la ornitocenosis (TCH' ; medida mediante la β -diversidad; ver GLOWACINSKI y JARVINEN 1975 y BLONDEL 1986).

La amplitud de distribución de las especies en CP-1 se ha obtenido mediante el antilogaritmo de la diversidad de distribución en los cinco sectores en que se ha dividido dicha componente (HILL 1973 y ALATALO y ALATALO 1977).

RESULTADOS

PINARES MADUROS vs. BOSQUES CADUCIFOLIOS

En la Tabla 2-1 se muestran las densidades de las aves que pueblan los pinares y hayedo-robleales maduros del área de estudio. Parus caeruleus, P. palustris, P. major y Sitta europaea son considerablemente más densas en las masas caducifolias que en los disclímax de Pinus radiata. Por el contrario, Dendrocopos major, Prunella modularis, Phylloscopus collybita, Regulus ignicapillus, P. ater, P. cristatus, Troglodytes troglodytes y Fringilla coelebs son más abundantes en las repoblaciones (todas las diferencias son significativas a $p < 0,05$). En resumen puede decirse que, dada la base ornítica forestal del área de estudio (22 especies con densidades superiores a 0,4 aves/10 ha), ocho son favorecidas por las planta-

ciones de Pinus radiata a juzgar por sus incrementos de abundancia, mientras que cuatro no encuentran en las repoblaciones un medio óptimo para su desarrollo.

Analizando en detalle las características de los 12 pájaros en los que estriban las diferencias, se obtiene que de las cuatro especies que son más densas en las masas caducifolias que en las de coníferas, el 100% son troglodíticas arbóreas (P. caeruleus, P. palustris, P. major y S. europaea) frente a dos sobre ocho que son más abundantes en los pinares (P. cristatus y D. major; el 25%). Esta diferencia es aún mayor si se tiene en cuenta que P. caeruleus, P. palustris, P. major y S. europaea son troglodíticas arbóreas obligadas, mientras que D. major (fundamentalmente) y P. cristatus (en menor medida) pueden crear cavidades en troncos y tocones aprovechando porciones de madera muerta más blanda (no se ha incluido en este análisis a P. ater debido a que suele situar sus nidos en agujeros del suelo; datos inéditos, PURROY 1974 y POTTI 1985a). De las especies que aumentan sus efectivos en las repoblaciones, P. ater y P. cristatus manifiestan unas marcadas preferencias por el follaje de las coníferas (ver CARRASCAL 1985 y CARRASCAL y TELLERIA 1985a para los patrones macro y microespaciales de distribución de estas aves en el Norte de Iberia). Por otro lado, P. modularis, I. troglodytes, P. collybita y R. ignicapillus seleccionan los arbustos para reproducirse y/o alimentarse (P. collybita y R. ignicapillus también el follaje de los pinos; ver CARRASCAL y TELLERIA 1985), y F. coelebs está ligada en su alimentación al suelo (CARRASCAL 1984 y datos inéditos para estas repoblaciones). Este hecho guarda relación con un mayor desarrollo del estrato herbáceo en las repoblaciones respecto a los hayedo-robleales (cobertura de herbáceas: 31,5% en pinares y 5,1% en hayedo-robleal).

La densidad total de aves (D en la Tabla 2-1) es considerablemente mayor en las repoblaciones de Pinus radiata que en los hayedo-robleales (un aumento del 74%; test de la t de Student, $p < 0,05$). La riqueza (tanto la media \bar{S} como la estándar S_{30}) es mayor en las plantaciones de Pinus radiata que en las masas caducifolias ($p < 0,05$, en el test de la t de Student para comparar el número medio de especies en 2,5 ha). Sin embargo, tanto la equitabilidad (J) como la diversidad (H') son mayores en los hayedo-robleales.

La ornitocenosis ligada a las masas caducifolias tiene un patrón de dominancia-diversidad (MAY 1981; Figura 2-1) tendente a la lognormalidad, mientras que la de las plantaciones de Pinus radiata se ajusta a un modelo geométrico. La comunidad de hayedos-robleales tiene una mayor proporción de especies con abundancias intermedias (1 a 10%; 15 especies) que la de las repoblaciones (8 especies). Los pinares presentan un mayor número de especies muy raras (con porcentajes del total de la ornitocenosis inferiores al 1%; 12 frente a 4 de los bosques caducifolios), y una mayor cantidad de especies muy abundantes (aves con % superior al 10%; 3 frente a 1) que acaparan en 59% de los efectivos de toda la comunidad en las plantaciones frente al 19% de hayedo-robleales. Por tanto, la mayor riqueza de las repoblaciones maduras únicamente es debida a pájaros muy raros que colonizan estos bosques a unas densidades muy bajas. La mayor diversidad de las masas caducifolias viene determinada por la preponderancia de especies con abundancias intermedias en estos bosques.

ANÁLISIS DE LA SERIE PSEUDOSUCESIONAL

La riqueza (S; especies/2,5 ha) y densidad (D; aves/2,5 ha) de la ornitocenosis aumenta con la cobertura de zarzamoras (Rubus spp.), la altura

del arbolado, la densidad de troncos gruesos y muy gruesos (mayores de 10 cm de diámetro), la abundancia de árboles caducifolios y el número de especies arbóreas, y disminuye con la cobertura de herbáceas (ver valores de r en Tabla 2-2). Debido a que las catorce variables estructurales están relacionadas entre sí (de las 91 correlaciones posibles 34 son significativas a $p < 0,05$), y considerando a la altura de los pinos como medida sintética del crecimiento del pinar, se ha efectuado un análisis de correlación parcial con la riqueza y densidad excluyendo su efecto ($r_{.hAA}$ en la Tabla 2-2). Este nuevo análisis indica que la densidad de aves se correlaciona significativamente con la densidad de troncos de diámetro intermedio ($nt2$) y el número de especies arbóreas ($nsAA$). La riqueza se correlaciona principalmente con la cobertura del estrato arbustivo (CA) y el número de especies de árboles, y en menor medida con la cobertura de Ulex europaeus (CU). La altura de los pinos y el número de especies de árboles explican el 69,2% de la variación observada en la abundancia de los pájaros, mientras que estas dos variables junto con la cobertura de arbustos explican el 64,6% de la variación que se produce en la riqueza de aves (análisis de correlación múltiple con las variables cuyas correlaciones parciales son significativas a $p < 0,01$; ver Tabla 2-2).

La Tabla 2-3 muestra el resultado del ACP aplicado a la matriz de 14 variables x 59 muestras. Se han obtenido tres factores "significativos" (autovalores mayores que 1) que en conjunto explican el 67% de la varianza.

El primer factor ($CP1$; 43,7% de la varianza) proporciona un gradiente de complejidad estructural, ya que se correlaciona inversamente con la cobertura de herbáceas y directamente con la cobertura de helechos y zarzamoras (Rubus spp), altura y densidad del arbolado, número de árboles

caducifolios y riqueza de especies de árboles. CP2 enfrenta los estadios de repoblación con gran cobertura de brezos y tojos y elevada densidad de pinos jóvenes, a los pinares limpios de matorral con una elevada cobertura de herbáceas. La tercera componente (CP3) es un gradiente de desarrollo del estrato arbustivo y herbáceo, ya que opone los sectores cubiertos por helechos y desprovistos de arbustos y hierba, a las zonas en donde estos dos estratos están bien representados. Solamente el gradiente de complejidad estructural (CP1) está correlacionado con la densidad y riqueza ($p < 0,001$), no desempeñando los dos restantes factores un papel importante en la estructura global de la comunidad de aves.

En la Figura 2-2 se representa la situación media ponderada de las especies mejor datadas en CP1 y CP3 con el fin de ilustrar sus preferencias medias de hábitat.

En la Figura 2-3 se ilustra la relación existente entre la amplitud de distribución de las especies en el gradiente pseudosucesional y su situación media en el mismo. De todas las aves, P. modularis es la que mayor amplitud de hábitat exhibe. Otras especies con elevadas amplitudes son F. coelebs, P. ater, P. cristatus, P. major, R. ignicapillus, E. rubecula y I. troglodytes ya que están presentes con mayor o menor densidad a lo largo de toda la serie a partir de que los pinos alcanzan los cuatro o cinco metros. Por el contrario. D. major, S. atricapilla, Garrulus glandarius, E. calandra, E. citrinella y S. torquata son las que presentan una distribución más restringida dentro del gradiente pseudosucesional al ocupar los extremos de la serie (landas y pinares maduros). El patrón de amplitudes de todas las especies muestra una relación parabólica con CP1, de manera que no existe ninguna que esté adaptada o seleccione exclu-

sivamente las plantaciones jóvenes de gran monotonía estructural (pinos de cinco a 15 años aproximadamente).

Con el fin de estudiar la variación en la estructura de la ornitocenosis a medida que crece el pino se ha construido la Figura 2-4. La densidad (D) y riqueza media de especies (\bar{S}) aumenta con la complejidad estructural. Sin embargo, la dominancia (ID_2 : porcentaje de las dos especies más abundantes -media inversa a la diversidad-) es máxima en las parcelas estructuralmente más simples ($S1$; pastizales y landas), disminuyendo drásticamente en el estadio $S2$ ($CR=2\%$; $hAA=4m$; $nt2+nt3=8$; $ntQ+ntOC=3,3$), para luego aumentar en los pinares de edad media y volver a disminuir en la etapa más madura ($S5$; $CR=22\%$; $hAA=15m$; $nt2+nt3=44$; $ntQ+ntOC=19$). Las especies troglodíticas (D_{TR}) aumentan sus efectivos paulatinamente conforme crece la plantación alcanzando un nivel de densidad en $S5$ muy similar al observado en los hayedo-robleales (HR en Tabla 2-1; unas 13 aves/10 ha).

Siguiendo a otros autores (ver, por ejemplo GLOBACINSKI y JARVINEN 1975; BLONDEL 1986; POTTI 1985b), se ha calculado la tasa de cambio sucesional de la diversidad de la ornitocenosis. Para ello se han seleccionado cinco estados discretos por los que la repoblación a lo largo de su turno forestal (ver Tabla 2-4; las edades de $PM1$, $PM2$ y PA son medias, reuniéndose parcelas de ± 2 años para aumentar el tamaño de la muestra). Desde que los pinos son plantados, la tasa de cambio por año ($VR=TCH' \times 100/n^o$ años) disminuye logarítmicamente hasta hacerse mínima a partir de los 12 años. Esto es, la composición y estructura de la comunidad de aves varía muy poco a partir de los 12 años de edad cuando los pinos miden más de 10 m de altura. Por el contrario, durante los 12 primeros años tiene lugar un importante cambio en la estructura de la avifauna.

DISCUSION

A juzgar por su mayor riqueza, los pinares deben proporcionar una mayor cantidad de oportunidades de explotación (nichos) que los bosques caducifolios actualmente existentes, si se tiene el principio Gausiano de nicho (una especie un nicho; GAUSE 1934 en McNAUGHTON y WOLF 1984). Sin embargo, la mayor dominancia y menor diversidad de las repoblaciones indica que a pesar de que éstas ofrezcan una mayor cantidad de posibilidades de uso del medio, la mayoría de los nichos asociados con ellos están en baja disponibilidad, tanto trófica como estructural (ligada a la nidificación). Esto acarrea que tan solo unas pocas especies de la base ornítica caducifolia puedan explotar con elevados efectivos las condiciones de elevada disponibilidad de unos pocos recursos (fundamentalmente el follaje del pino y los empobrecidos florísticamente pero más extendidos, estratos arbustivo y herbáceo). Las especies responsables de la mayor riqueza de las plantaciones son las más raras, contribuyendo por tanto escasamente a la diversidad (abundancias relativas menores del 1%), y están ligadas a recursos con baja disponibilidad en este medio (por ejemplo árboles caducifolios, oquedades en troncos, sectores de gran diversidad de arbustos, etc).

La mayor densidad de los pinares respecto a los bosques caducifolios va ligada fundamentalmente a las especies muy dominantes (abundancias relativas superiores al 10%) que utilizan unos pocos recursos muy diferenciados y abundantes (P. ater -artrópodos del follaje del pino-, R. ignicapillus -artrópodos de las acículas y follaje de las zarzamoras- y F. coelebs -artrópodos del suelo-; datos inéditos). Esto lo demuestra el hecho de que no haya diferencia significativa en la densidad media

entre repoblaciones de P. radiata y hayedo-robleales si se excluyen del análisis las especies muy dominantes (ver más arriba y Figura 2-1; R. ignicapillus en pinares y masas caducifolias, y P. ater y F. coelebs en las plantaciones): 30,9 aves/10 ha en hayedo-robleales y 28,4 aves/10 ha en los pinares ($p > 0,1$; test de la t de Student para medias).

Los resultados aportados en este trabajo coinciden en líneas generales con las ideas apuntadas por otros autores respecto a la relación directa entre complejidad de la estructura de la vegetación y densidad (BILCKE 1982) y riqueza de especies (KARR 1968, RECHER 1969, BLONDEL et al. 1973, WILLSON 1974, NILSSON 1979, BILCKE 1982, OSBORNE 1984, BLONDEL 1986). Sin embargo existe una fuerte discrepancia con la relación propuesta por MacARTHUR y MacARTHUR (1961) respecto a la diversidad (ver en la Figura 2-4 la variación del índice de dominancia $-ID_2$ - como medida inversa de la diversidad -HERRERA 1980-). Esto es, aumento no monotónico de la diversidad conforme se incrementa la complejidad estructural (ver WILLSON 1974, ROTH 1981 y JAMES y WAMER 1982 para un resultado similar). Esta discrepancia es introducida exclusivamente por el estado pseudosucesional S2 (pinar muy joven de unos 5 m de altura y 2500 pinos/ha). La razón del brusco incremento de diversidad en S2 (descenso de dominancia) respecto a los estadios precedentes y posteriores, debe estribar en el carácter ecotónico de S2 (características intermedias entre landas y bosques maduros), que posibilitaría la ocupación de estas plantaciones de corta edad por especies propias de los dos extremos del gradiente sucesional (ver GLOWACINSKI y WEINER 1977, POTTI 1985b y BLONDEL 1986 para un resultado similar). Por otro lado, las parcelas de pinar muy joven presentan serias limitaciones en todos sus recursos estructurales (por ejemplo matorral poco desarrollado, estrato herbáceo escaso, poco volumen del follaje

arbóreo, casi total ausencia del estrato subarbóreo caducifolio de regeneración, escasez de oquedades arbóreas para modificar, etc) lo cual afecta a las densidades de todas las especies, reduciendo la dominancia impuesta por ciertos pájaros (por ejemplo A. trivialis, S. torquata, R. ignicapillus, P. ater, F. coelebs). En este sentido, la disminución de la dominancia en S2 respecto a estadios previos y posteriores, guarda relación con el incremento del equirreparto de las especies como consecuencia de la limitación estructural del medio sobre las aves muy dominantes.

En la determinación de los niveles de riqueza a medida que crece la plantación, la cobertura de arbustos, altura del arbolado y número de especies arbóreas influyen de modo decisivo. El desarrollo de los estratos arbustivo y arbóreo trae consigo un aumento del volumen de la vegetación y del número de estratos, mientras que la presencia de varias especies de árboles, además de incrementar la complejidad estructural (tanto en la componente horizontal como vertical del medio) debe proporcionar una mayor diversidad de presas, y plantea la utilización de un espectro de estrategias de uso del espacio más variado (ver por ejemplo HOLMES y ROBINSON 1981 y ROBINSON y HOLMES 1984). El elevado porcentaje de varianza explicado por el modelo empírico de regresión múltiple obtenido, que utiliza tan sólo tres variables estructurales, indica que la variación en la composición y estructura de la ornitocenosis con el tiempo es un fenómeno simple altamente predecible.

Las reducidas tasas de cambio en la composición de la ornitocenosis que se observan a partir de los 19 años de edad de la plantación, son muy similares a las que se producen en otros ecosistemas forestales cerca de la etapa címax (véase GLOWACINSKI y JARVINEN 1975 para comparación).

Esto es debido al rápido crecimiento de P. radiata en el área de estudio, caracterizando, por tanto, a las plantaciones industriales de esta especie como rápidas constructoras de comunidades de aves diversificadas. Por tanto, cabe predecir que de no ser talados los pinares (hecho que normalmente ocurre hacia los 20 años), la composición y diversidad de su ornitocenosis variaría en muy escasa medida. Por otro lado, el hecho de que no existan pájaros que exhiban una marcada selección (bajo AH en Figura 2-3) por las parcelas de repoblación de corta o mediana edad, indica que sólo son un medio apto para el grueso de la avifauna forestal de la región en los estadios más maduros. Las etapas intermedias sólo son ocupadas por especies generalistas (similar resultado obtiene POTTI 1985b para las plantaciones de P. sylvestris del Sistema Central; ver no obstante BLONDEL 1986 para un distinto resultado en la serie sucesional de la encina). Por tanto, debido a los cortos turnos de explotación a que son sometidas estas repoblaciones por intereses industriales, su valor ornitológico como medio forestal para las aves en el País Vasco Atlántico es reducido.

IMPLICACIONES DEL MANEJO FORESTAL SOBRE LAS AVES

El elevado grado de predecibilidad de la riqueza y densidad de aves obtenido en los modelos de correlación múltiple permite proponer ideas relativas al impacto que la gestión forestal puede ejercer sobre las aves.

Debido a la relación directa entre cobertura de arbustos y densidad y riqueza de aves, deben evitarse todas aquellas prácticas que tiendan a la reducción de este estrato, así como a su empobrecimiento al eliminar los tojos (matorral de difícil regeneración en las repoblaciones una vez

eliminado, que debe proporcionar una mayor protección y soporte en la nidificación). Este consejo debe ponerse en práctica durante las labores de mantenimiento de la repoblación: entresacas y limpieza del pinar. Así, la práctica de eliminar los arbustos del monte es funesta para las aves que nidifican o se alimentan en los arbustos (fundamentalmente S. atricapilla, P. collybita, I. troglodytes, I. merula, E. rubecula, P. modularis y R. ignicapillus). Si es imprescindible la "limpieza" del pinar (por ejemplo para disminuir el riesgo de incendio) se recomienda mantener sectores amplios con elevadas coberturas de matorral que sirvan de refugio para estas especies (distribución en mosaicos).

Como consecuencia de la gran importancia del estrato subarbóreo caducifolio de regeneración en la determinación de la riqueza y densidad de aves, debe evitarse la tala o destrucción (por aplastamiento al cortar los pinos y sacarlos con maquinaria pesada de las pistas) de robles, sauces, abedules, avellanos, arraqlanes, etc. Las repoblaciones de P. radiata que sigan a la tala de una plantación previa de pinos, deben respetar los árboles caducifolios existentes generados en el turno anterior. En este sentido, debe descartarse el aterrazamiento como práctica previa a la plantación en el área de estudio. Así se conseguirá que, sin esfuerzo económico de plantación de especies sin valor comercial o de aprovechamiento en turno muy largo, las masas jóvenes de P. radiata sean más ricas y densas en aves (la mayoría de ellas insectívoras arbóreas con posibles implicaciones en el "control" de plagas forestales). Similares ideas han apuntado ODUM (1950), LACK y LACK (1951), WILLIAMSON (1970), PURROY (1975), CURRIE y BAMFORD (1982), ENGSTROM et al. (1984) y POTTI (1985b) sobre la importancia que para las aves de bosques de coníferas tienen los árboles caducifolios.

CONCLUSIONES

Resumiendo las ideas discutidas anteriormente se concluye lo siguiente:

- Las plantaciones industriales maduras de P. radiata (más de 18 años de edad) son un medio apropiado para el desarrollo de la mayoría de la avifauna forestal del área de estudio.
- La ornitocenosis de los pinares de repoblación es una modificación de la de los bosques caducifolios autóctonos debido a las limitaciones impuestas por la disponibilidad de oquedades para nidificar, la cobertura del estrato arbustivo y las características del follaje arbóreo.
- La altura del arbolado, la riqueza de especies arbóreas (debido a la regeneración de árboles caducifolios sin valor comercial) y la cobertura del estrato arbustivo, son las variables que en mayor medida explican las variaciones que se observan en la riqueza y densidad de aves.
- Las parcelas de repoblación muy jóvenes presentan mayor diversidad (aunque menor densidad y riqueza) que los estadíos previo y posterior de la serie pseudosucesional, como consecuencia de su carácter ecotónico y de las limitaciones que imponen a nivel de sus "recursos" estructurales.
- Debido a la velocidad de crecimiento de P. radiata en el País Vasco atlántico, sus repoblaciones generan rápidamente (unos 18 años) comunidades de aves densas y diversificadas con pocas posibilidades de captación de nuevas especies en etapas de crecimiento posteriores.
- Las prácticas de explotación forestal deben propiciar el mantenimiento del estrato arbustivo (a nivel de cobertura y presencia de Ulex europaeus) y de sotobosque caducifolio de regeneración.

		HR	P	
Columba palumbus		0,57	0,21	ns
Cuculus canorus		0,19	-	ns
Dendrocopos major	DM	-	0,42	* P
Anthus trivialis	AT	-	0,21	ns
Prunella modularis	PRM	-	1,89	*** P
Sylvia borin		0,57	0,21	ns
Sylvia atricapilla	SA	1,71	2,32	ns
Phylloscopus collybita	PHC	-	1,68	*** P
Regulus ignicapillus	RI	7,81	16,84	* P
Erithacus rubecula	ER	3,81	4,63	ns
Turdus merula		0,71	0,21	ns
Turdus philomelos		1,33	0,42	ns
Turdus viscivorus		0,19	-	ns
Aegithalos caudatus	AC	1,52	1,47	ns
Parus ater	PA	2,10	11,16	*** P
Parus major	PM	1,90	0,42	* HR
Parus cristatus	PC	1,14	4,00	* P
Parus palustris		3,43	0,42	* HR
Parus caeruleus		3,43	-	*** HR
Sitta europaea		0,95	-	* HR
Certhia brachydactyla	CB	2,48	4,84	ns
Troglodytes troglodytes	TT	0,19	2,32	** P
Frengilla coelebs	FC	2,67	10,74	*** P
Serinus serinus		-	0,21	ns P
Serinus citrinella		-	0,21	ns
Pyrrhula pyrrhula		-	0,42	ns
Garrulus glandarius	GG	0,38	0,42	ns
Indeterminados		1,52	1,47	
Densidad Total	D	38,67	67,16	
Especies en 30 ha	S ₃₀	16,09	21,52	
Equitabilidad	J	0,75	0,67	
Diversidad	H'	2,61	2,32	
Especies/2,5 ha	s	5,33	7,21	
Hectáreas	ha	52,5	47,5	
Parcelas de 2,5 ha	n	21	19	

Tabla 2-1: Densidad (aves/10 ha) de las especies que pueblan las repoblaciones de Pinus radiata (P) y los hayedo robledales (HR), y valores de los parámetros ornitocenóticos descriptores de sus comunidades. En el margen derecho de la tabla se exponen los resultados del test de la t para proporciones comparando las frecuencias de aparición de cada especie en muestras de 2,5 ha (ver Material y Métodos).

			r		r _{.hAA}	
			D	S	D	S
Cobertura de Herbáceas	CH		-0,47 ***	-0,53 ***	-0,06	-0,22
Cobertura de Helechos	CP		0,18	0,20	-0,01	0,05
Cobertura de Arbustos	CA		0,23	0,37 **	0,14	0,36 **
Cobertura de <u>Rubus</u> spp.	CR		0,53 ***	0,56 ***	0,14	0,25
Cobertura de <u>Erica</u> spp.	CB		-0,22	-0,09	-0,01	0,17
Cobertura de <u>Ulex europaeus</u>	CU		-0,29 *	-0,17	0,12	0,27 *
Altura de Arbustos	hA		0,23	0,14	0,09	-0,04
Altura de Arbolado	hAA		0,81 ***	0,74 ***	-	-
nº troncos < 10 cm Ø	nt1		-0,10	0,04	0,05	0,24
nº troncos 10-30 cm Ø	nt2		0,45 ***	0,36 **	0,26 *	0,12
nº troncos > 30 cm Ø	nt3		0,60 ***	0,57 ***	-0,15	-0,07
nº troncos de <u>Quercus</u> spp.	ntQ		0,29 *	0,26 *	0,07	0,05
nº troncos Otros caducif.	ntOC		0,22	0,30 *	-0,10	0,08
nº spp. Arboles	nsAA		0,80 ***	0,78 ***	0,42 ***	0,48 ***
R ² _(**) .100			-	-	69,2 **	64,6 ***
CP1			0,80 ***	0,77 ***	-	-
CP2			-0,18	0,02	-	-
CP3			0,08	0,07	-	-

Tabla 2-2: Correlaciones simples (r) y parciales excluyendo el efecto de la altura de los pinos (r_{.hAA}) entre las variables de la estructura de la vegetación y la densidad (D; aves/10 ha) y riqueza (S; especies/2,5 ha). R²_(**).100: coeficiente de determinación de la correlación múltiple con aquellas variables significativas a p < 0,01. CP1, CP2 y CP3 son los factores estructurales obtenidos en el Análisis de las Componentes Principales (ver Tabla 2-3).

		CP1	CP2	CP3
Cobertura de Herbáceas	CH	-0,63	-0,44	0,44
Cobertura de Helechos	CP	0,58		-0,53
Cobertura de Arbustos	CA		0,60	0,58
Cobertura de <u>Rubus</u> spp.	CR	0,84		
Cobertura de <u>Erica</u> spp.	CB		0,48	
Cobertura de <u>Ulex europaeus</u>	CU		0,52	
Altura de Arbustos	hA			0,51
Altura del Arbolado	hAA	0,90		
nº troncos < 10 cm Ø	nt1	0,56	0,64	
nº troncos 10-30 cm Ø	nt2	0,79		
nº troncos > 30 cm Ø	nt3	0,79		
nº troncos de <u>Quercus</u> spp.	ntQ	0,65		
nº troncos Otros caducif.	ntOC	0,72		
nº spp. Arboles	nsAA	0,96		
Autovalor		6,11	1,96	1,31
% σ^2		43,67	14,03	9,36
Σ % σ^2		43,67	57,70	67,06

Tabla 2-3: Análisis de las Componentes Principales con los datos relativos a la serie pseudosucesional de Pinus radiata. Sólo se muestran las correlaciones entre las variables y los factores significativas a $p < 0,05$. % σ^2 : porcentaje de la varianza explicado.

	ha	hAA	EP	I	TCH'	VR
LP	47,5	0	0			
PJ	10	3,1	7	7	0,494	7,05
PM1	20	10,5	12	5	0,257	5,15
PM2	17,5	15,6	19	7	0,065	0,93
PA	10	19,7	28	9	0,075	0,83

Tabla 2-4: Altura del arbolado (hAA), edad de la plantación (EP) y hectáreas censadas en cinco estados sucesivos del crecimiento de las repoblaciones de Pinus radiata. I: intervalo de diferencia en años entre dos estados consecutivos. TCH': tasa de cambio de la diversidad. VR: tasa de cambio por unidad de tiempo. Ver Material y Métodos.

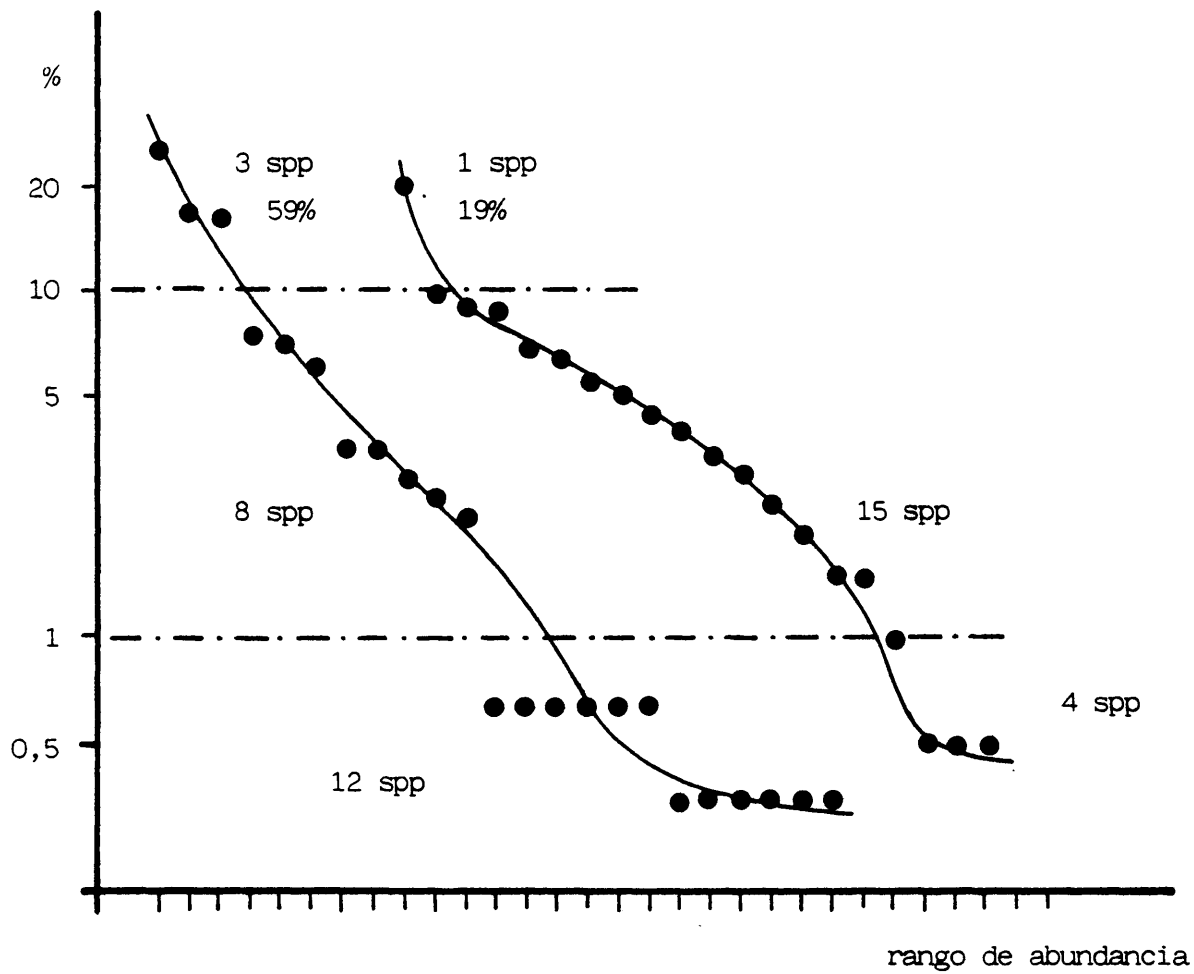


Figura 2-1: Curvas de dominancia-diversidad de las repoblaciones de Pinus radiata (P) y de los hayedo-robleales (HR).

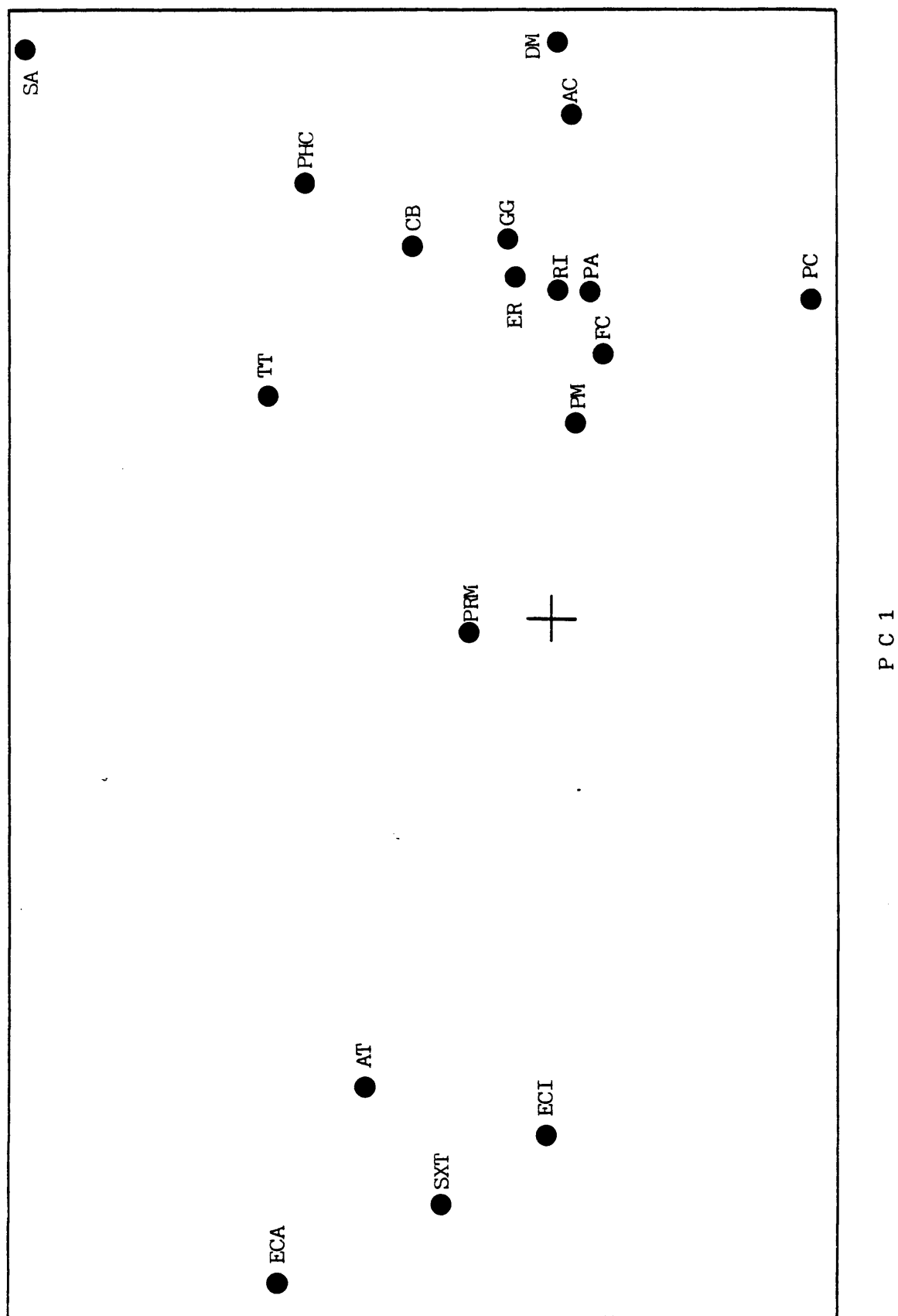


Figura 2-2: Situación de las especies más abundantes en el espacio definido por CP1 y CP3. SXT: Saxicola torquata. ECA: Emberiza calandra. ECI: Emberiza citrinella. Para el resto de las siglas ver la Tabla 2-1.

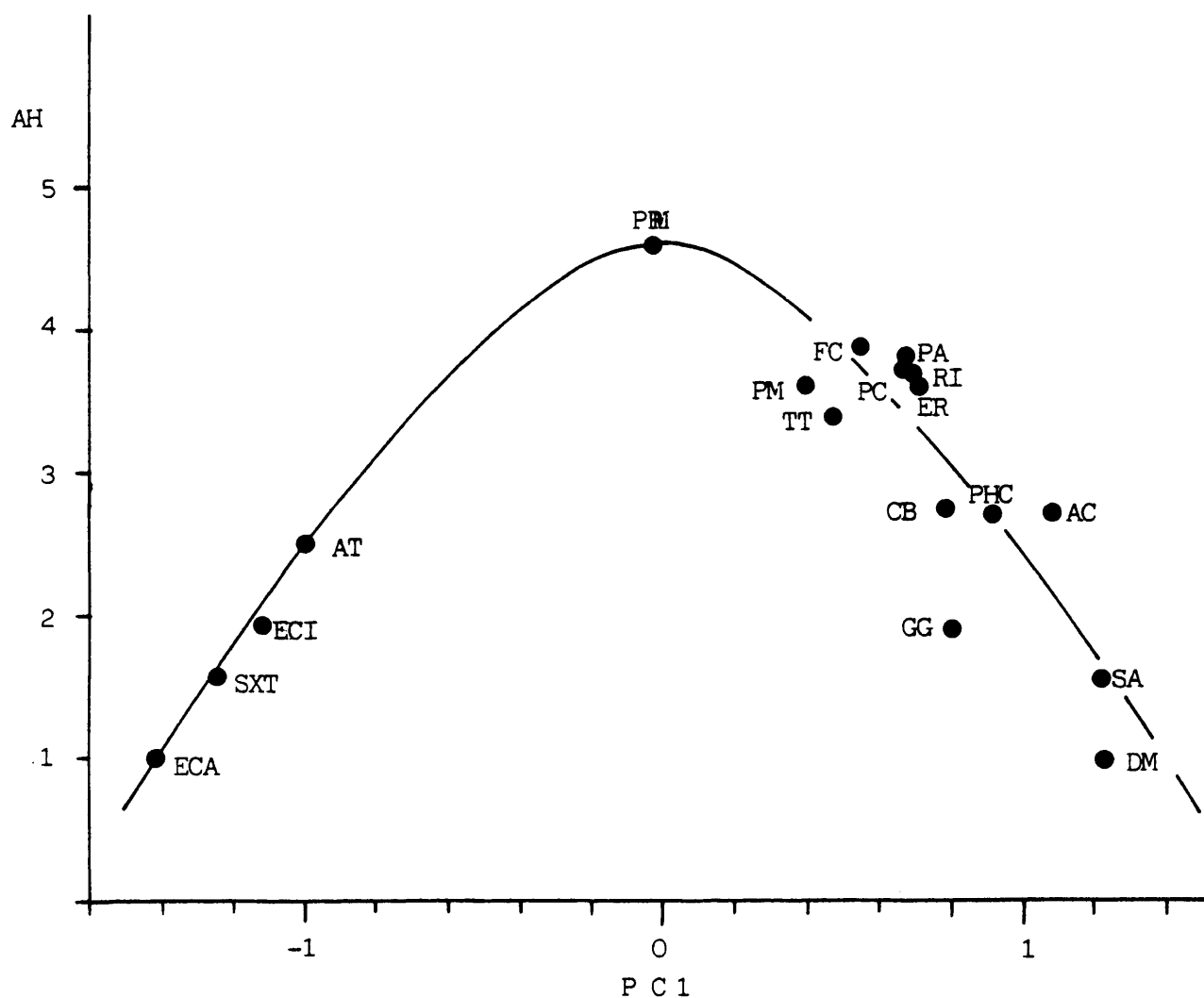


Figura 2-3: Situación media de las especies en CP1 y variación de sus amplitudes de distribución en los cinco sectores en que se ha dividido CP1. AH: amplitud de hábitat (ver Material y Métodos).

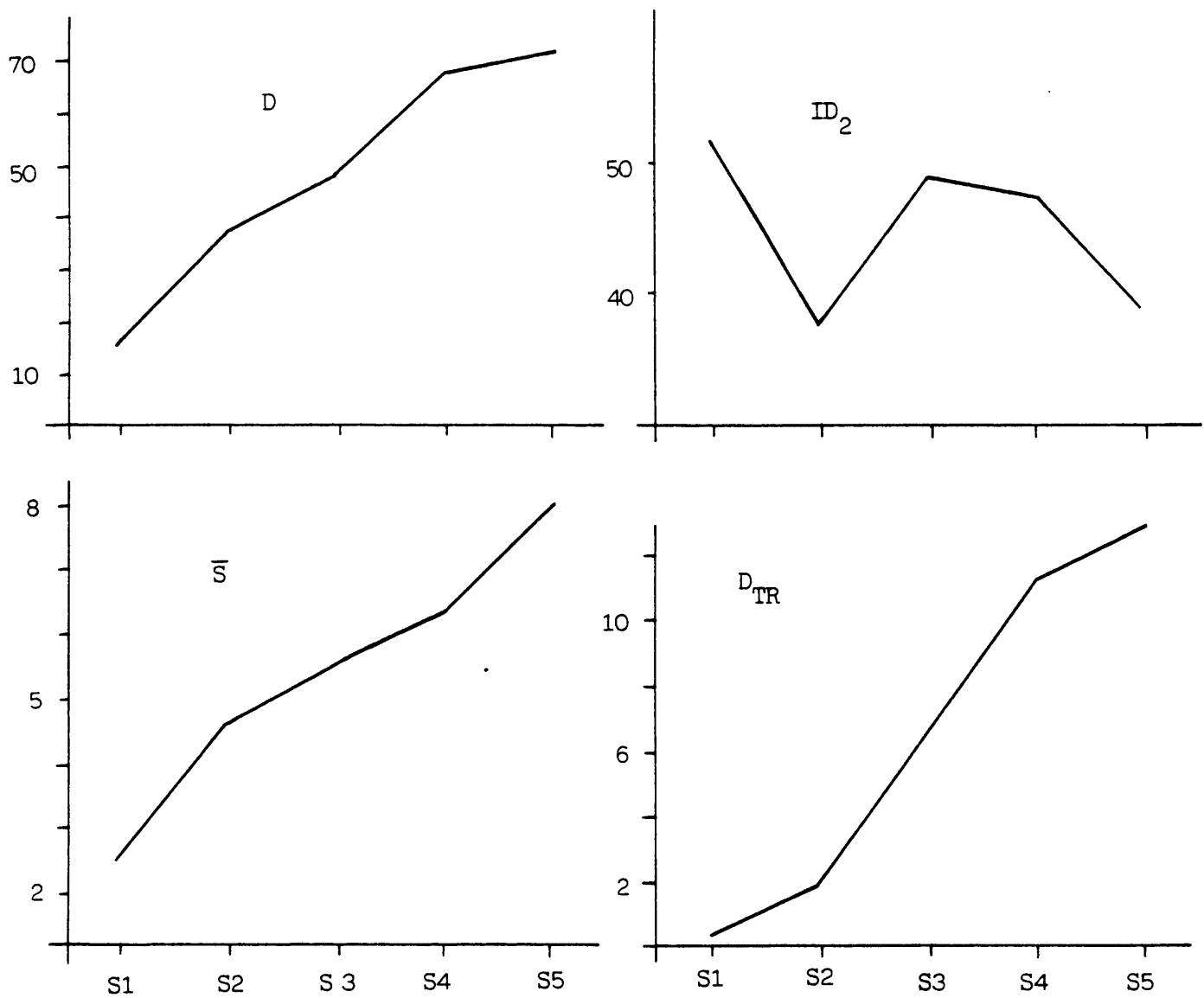


Figura 2-4: Variación de la densidad (D ; aves/10 ha), riqueza media de especies (\bar{S} ; especies en 2,5 ha), dominancia (ID_2) y densidad de las especies troglodíticas arbóreas (D_{TR} ; aves/10 ha) a lo largo del gradiente pseudosucesional CP1.

CAPITULO 3

ORGANIZACION DE LA COMUNIDAD DE AVES REPRODUCTORA EN LAS LANDAS

MONTANAS DEL PAIS VASCO ATLANTICO

INTRODUCCION

A pesar de la gran extensión que ocupan los matorrales y formaciones pseudoestepáricas en la Península Ibérica como consecuencia de la tala de masas forestales, aún son muy escasos los trabajos que analizan su avifauna asociada (ver no obstante SUAREZ 1980, TELLERIA 1980, BONGIORNO 1982, CARRASCAL 1986, POTTI y TELLERIA 1986). En general, estas nuevas formaciones vegetales degradadas nantienen comunidades de aves poco densas y diversas (por ejemplo TELLERIA 1980, BONGIORNO 1982, POTTI 1985 y 1987, CARRASCAL 1986), aunque ornitológicamente son muy originales, especialmente por acoger a elementos faunísticos (VOUS 1960) mediterráneas y euroturquestanos (TELLERIA 1980, CARRASCAL 1986, POTTI y TELLERIA 1986). No obstante, aún no se ha emprendido la tarea de analizar la organización de estas ornitocenosis en la línea desarrollada por algunos autores en estepas norteamericanas (WIENS 1974a, 1974b, 1984, 1985 y WIENS y ROTENBERRY 1981, ROTENBERRY y WIENS 1980a, 1980b y ROTENBERRY 1985).

Debido a su simplicidad estructural, los matorrales y pastizales amortiguan en escasa medida las inclemencias climatológicas (ALERSTAM y ENCKEL 1979). Esto es especialmente importante en ambientes inestables en los cuales se ha postulado que las ornitocenosis están insaturadas en especies e individuos y que en ellas no opera la competencia interespecífica como mecanismo determinante de la distribución y niveles poblacionales de las especies (WIENS 1974a, 1984, 1985).

En esta ocasión se abordará la estructura y organización de la comunidad de aves asociada a las landas montanas del País Vasco Atlántico desde una perspectiva de relación aves-estructura de la vegetación, tratando de analizar las siguientes cuestiones:

- selección del hábitat de las especies
- solapamiento interespecífico y asociación en las preferencias de hábitat
- grado de predecibilidad de las variaciones de densidad de las especies
- ¿ajustan las especies sus abundancias siguiendo un patrón común considerando su amplitud de hábitat? (ajuste al modelo de MCNAUGHTON y WOLF 1970).
- ¿está saturada la ornitocenosis en especies e individuos?

MATERIAL Y METODOS

Los muestreos se realizan durante la primavera (Mayo y Junio) de 1985 en tres áreas montañosas del País Vasco Atlántico situadas por encima de los 1000 m de altitud: Sierra Salvada (43°00'N, 3°05'W), Sierra de Urquilla (42°50'N, 2°20'W) y Sierra de Aralar (42°58'N, 2°05'W). Las zonas estudiadas se reparten dentro de un reducido gradiente altitudinal que va de los 1000 a los 1430 m.s.n.m.

Los matorrales y pastizales muestreados se han originado por la tala de hayedos (Fagus sylvatica) y posterior pastoreo intensivo (ovejas y caballos fundamentalmente) de las zonas deforestadas. Con el fin de eliminar los arbustos a menudo se recurre a la quema de las landas para su transformación en pastos de mayor rendimiento ganadero. Estas formaciones vegetales están constituidas principalmente por Erica cinerea, Calluna vulgaris,

Juniperus comunis, Ulex galli, Agrostis sp, Cirsium filipendulum, Arrhenatherum thorei, Brachypodium pinnatum, Festuca sp (ver BELLOT 1978 y CATON y URIBE-ECHEBARRIA 1980). La climatología de estas áreas montanas está caracterizada por inviernos fríos con fuertes nevadas puntuales que permanecen poco tiempo en las cumbres y por inviernos suaves; la temperatura media en Enero es de aproximadamente 2 °C, la media de Junio 14°C y las precipitaciones anuales unos 1 mm (ver ELIAS y RUIZ 1977).

La avifauna se censó utilizando el método del taxiado (JARVINEN y VAISANEN 1975, TELLERIA 1986) con bandas de 25 m a cada lado del trayecto. A intervalos de 100 m se tomó una muestra de la estructura de la vegetación dentro de una parcela circular imaginaria de 25 m de radio. Por tanto para cada media hectárea censada (100 m x 50 m) se caracterizó su estructura mediante muestreo de 0,2 ha (40% de la superficie). Las variables físicas consideradas fueron la pendiente del terreno (mediante la escala 0 -llano-, 1 -suave pendiente-, 2, 3 -fuerte pendiente-), la cobertura de roca, herbáceas, brezos (Erica cinerea y Calluna vulgaris), tojos (Ulex galli y Juniperus comunis por su carácter espinoso), y la altura media del matorral (en m). Las estimas de cobertura se efectuaron visualmente siguiendo la metodología propuesta por PRODON (1976). Posteriormente, y considerando la cobertura de roca, herbáceas y arbustos, se calculó la diversidad de estos tres estratos dentro de cada parcela mediante el antilogaritmo de la diversidad de Shanon-Weaver ($\exp H'$; HILL 1973, ALATALO y ALATALO 1977). Se censaron 260 muestras de 0,5 ha.

Las características físicas medias de las landas censadas se obtuvieron a partir de muestras seleccionadas al azar dentro del conjunto de muestras obtenidas, en una proporción de 1/5. Con el objetivo de conocer las prefe-

rencias de hábitat de las especies más abundantes, se obtuvo la media de cada variable considerando las parcelas de 0,5 ha en donde aparecían. Reuniendo 20 parcelas de 0,5 ha se obtuvieron muestras de 10 ha atendiendo a su homogeneidad fisiognómica y continuidad espacial. Para cada una de estas parcelas se calculó la media de cada variable física ($n=20$), la diversidad de cada especie, la densidad global (aves/10 ha) y la riqueza de especies (especies/10 ha).

Con el fin de sintetizar la información y generar gradientes ambientales se utilizó el Análisis de las Componentes Principales (PCA) y la rotación factorial Varimax (NIE et al 1975, BHATTACHARYYA 1981). También se han utilizado el test de la t de Student, el análisis de la varianza (ANOVA) y el análisis de correlación (simple, parcial y múltiple) (ver SOKAL y ROHLF 1979, CALVO 1982).

RESULTADOS

En la tabla 3-1 se muestran las medias y desviaciones típicas de la siete variables ambientales en las parcelas de 1 ha ocupadas por las cinco especies más abundantes en las landas estudiadas. En la tabla 3-2 se exponen los resultados de los test de t de Student obtenidos al comparar la media de cada variable en las parcelas ocupadas por cada especie con la media obtenida por muestreo al azar en las landas censadas.

Alauda arvensis (AA) selecciona los sectores con menor cobertura de herbáceas (CH), mayor cobertura de brezos (CB), menor pendiente del terreno (PT) y mayor diversidad de estratos (exp H'). Esto es, ocupa preferentemente los brezales llanos. Anthus spinoletta (AS) sólo selecciona los lugares con mayores coberturas de brezos (CB). Prunella modularis (PM)

prefiere las zonas con mayor altura de matorral (hM), menor cobertura de brezos (CB), mayor cobertura de tojos (CT; ver Tabla 3-1; $p < 0,1$) y mayor pendiente (PT). Phoenicurus ochruros (PO) selecciona los sectores con mayor cobertura de roca (CR), menor cobertura de herbáceas (CH), mayor pendiente (PT) y mayor diversidad de estratos (exp H'); esto es, las zonas rocosas con presencia de herbáceas y matorrales (especialmente estos últimos). Otro tanto ocurre con Oenanthe oenanthe (OO), aunque esta especie ocupa preferentemente las landas más ásperas sin evitar las herbáceas.

Estas cinco especies difieren en sus preferencias de hábitat en las siete variables ambientales. Las variables que más las segregan son la pendiente del terreno (PT), y la cobertura de brezos (CB). A pesar de que difieren significativamente entre sí, los solapamientos interespecíficos en la selección de hábitat son muy grandes ya que en ninguna ocasión la variación interespecífica (% Inter; segregación interespecífica) superó a la variación intraespecífica. Esto es, las especies seleccionan activamente las landas montanas atendiendo a sus características estructurales, mostrando preferencias de hábitat distintas que no obstante no implican ausencia de coincidencia espacial en las variables físicas ambientales (ver resultados de los ANOVAs en la tabla 3-2).

Debido a que las siete variables están relacionadas entre sí (el 23,8% de las 21 correlaciones posibles son significativas a $p < 0,05$) se ha efectuado el Análisis de las Componentes Principales con el propósito de obtener los factores que configuren el hábitat de las especies en las landas, indicativos de los patrones de variación de sus características ambientales (ver tabla 3-3). Se han obtenido tres componentes "significativos" (autovalores mayores que 1) que en conjunto explican el 79% de la variación

observada en las preferencias de hábitat de las cinco especies (matriz de 7 variables x 107 muestras).

PC1 (30% de la varianza original) define un gradiente de heterogeneidad estructural, ya que se correlaciona positivamente con la diversidad de estratos ($\exp H'$). Opone los homogéneos pastizales (CH) a las zonas con mayores coberturas de roca (CR; estrato escaso en las landas muestreadas -ver tabla 3-1-). El segundo factor (PC2; 27% de la varianza) es un gradiente aumento de cobertura de los brezos (CB) en lugares con menores pendientes (PT). Por último, PC3 (23% de la varianza) es un factor aumento de la altura del matorral (hM) y cobertura de tojos (CT).

En la Figura 3-1 se ilustra la situación media, e intervalo de confianza del 95%, de las especies en las tres componentes que definen sus hábitats. Como puede observarse, las especies están fuertemente solapadas en cada factor, pero todas ellas difieren significativamente entre sí en, al menos, una componente. Esto es, al aplicar el concepto multidimensional de nicho (HUTCHINSON 1957) a través de la aplicación del Análisis de las Componentes Principales, los hábitats de las cinco especies más abundantes que pueblan las landas montanas del país Vasco están perfectamente segregadas. La componente que más segrega a las especies es la cobertura de brezos que se relaciona inversamente con la pendiente (PC2). PC1 (gradiente de heterogeneidad estructural) aunque es muy importante configurando el hábitat multidimensional de estas aves contribuye muy poco a su segregación interespecífica (ver % I en Tabla 3-3).

En la Figura 3-2 se ilustra la relación existente entre la densidad media de las cinco especies en el área de estudio (D; aves/10 ha) y su amplitud de hábitat (AH). Debido a que los tres factores obtenidos en

el Análisis de las Componentes Principales son ortogonales entre si (= independientes), la amplitud de hábitat de cada especie se ha obtenido mediante el producto de su desviación en cada componente (ver CODY 1974, MAY 1975 y PIANKA 1975). A. spinoletta (AS) es la especie con mayor amplitud de hábitat, lo cual coincide con su escasa selección de hábitat (ver tabla 3-2). Por el contrario, la especie más restringida en su distribución es A. arvensis (AA), al ocupar tan sólo brezales llanos.

La amplitud no se correlaciona significativamente con la abundancia como preadice el modelo de McNAUGHTON y WOLF (1970) para ambientes estables en donde todas las especies ajustan sus densidades atendiendo a su distinta valencia ecológica. Además, el índice de correlación obtenido ($r = -0,624$, $n=5$, $p > 0,1$) indica un patrón de relación abundancia/amplitud negativo, contrario a la predicción de correlación positiva del modelo de McNAUGHTON y WOLF (1970).

Con el fin de estudiar la relación existente entre la estructura de la ornitocenosis (riqueza y densidad de aves) y las características de las landas, se ha efectuado el Análisis de las Componentes Principales con los datos referentes a 13 parcelas de 10 ha. Se han obtenido tres factores significativos que resumen el 93% de la variación en la fisiognomía de las landas (ver tabla 3-4). El primer factor (PC1; 41% de la varianza) define un gradiente de aumento de cobertura de brezos hacia el extremo positivo, frente al aumento de la pendiente, cobertura de roca y tojos hacia el extremo negativo. Esto es, opone los brezales situados en zonas llanas a los tojales situados en las zonas más ásperas y con mayor pendiente. PC2 (35% de la varianza) es una componente heterogeneidad y desarrollo vertical del matorral en las landas, ya que enfrenta los

pastizales a los lugares con rocas y matorrales desarrollados. La tercera componente (PC3; 16% de la varianza) enfrenta los sectores con elevadas coberturas de roca a aquellos en los que el matorral está bien desarrollado, afinando el patrón definido por PC2.

La densidad de aves (D en tabla 3-5) sólo se correlaciona significativamente con el gradiente de heterogeneidad estructural y de desarrollo del matorral, de manera que las landas con los tres estratos básicos de estos medios bien representados (roca, pasto, arbustos) y con el matorral bien desarrollado son las que mayor cantidad de aves mantienen. El gradiente de composición florística del matorral "brezal-tojal" (PC1), a pesar de su importancia como dimensión de variación en la estructura de la vegetación, no desempeña ningún papel en la determinación de la densidad de aves.

La riqueza (S en tabla 3-5; especies en 10 ha) no se correlaciona con ninguna componente física ambiental, indicando esto que su variación parece ser independiente de la estructura física del medio. Eliminando el efecto que la riqueza tiene sobre la densidad (correlación entre ambos parámetros $r=0,542$, $n=13$, $p<0,1$) se obtiene que la densidad sigue estando correlacionada con el gradiente de heterogeneidad estructural y desarrollo del matorral (ver D/S en tabla 3-5).

Con el propósito de conocer cuales de las variables ambientales son las principales responsables de las variaciones en la densidad y riqueza, se ha realizado un análisis de correlación parcial (ver tabla 3-6). Las variables que mejor explican las variaciones en la densidad (ver r' para D) son la diversidad de estratos ($\exp H'$; asociada positivamente) y la altura del matorral (hM ; correlacionada negativamente). Esto es, hay tantas

más aves en las landas montanas cuanto mayor sea el equirreparto de los tres estratos principales (roca, hierba y matorral) y menor la altura de los arbustos. En conjunto estas dos variables explican el 79,91% de la varianza de la densidad ($p < 0,001$). Al igual que se obtuvo con la riqueza en el análisis multivariante anterior, ninguna de las variables ambientales se correlaciona significativamente con ella.

En la tabla 3-5 se muestran las correlaciones entre la densidad de cada especie y los gradientes ambientales generados por el PCA (tabla 3-4). A. arvensis (AA) se correlaciona negativamente con PC1 (gradiente florístico "brezal-tojal"), mientras que P. modularis (PM) lo hace directamente. P. ochruros (PO) se correlaciona negativamente con el gradiente de cobertura de roca (PC3). A. spinoletta (AS) y O. oenanthe (OO) no se correlacionan significativamente con ningún factor ambiental. En general, la estructura física de las landas explica en muy escasa medida las variaciones que se producen en la densidad de cada especie.

Para obtener los patrones de asociación interespecífica en la ocupación de las landas montanas por las cinco especies más abundantes, se ha efectuado el Análisis de las Componentes Principales con la matriz de la densidad de cada especie en las 13 parcelas de muestreo (tabla 3-7). Se han obtenido dos componentes "significativas" que en conjunto explican el 64% de la varianza original. La primera (PC1) define un gradiente de asociación entre A. arvensis (AA) y A. spinoletta (AS) que ocupan lugares en donde P. modularis (PM) es muy escaso o no existe. PC2 muestra que P. ochruros (PO) y O. oenanthe (OO) están asociadas en su distribución. Estos gradientes ornitocenóticos son debidos a respuestas independientes de las especies, mediatizados a través de la estructura de la vegetación.

Así, PC1 (A. arvensis y A. spinoletta vs. P. modularis) se correlaciona negativamente con la cobertura de brezos (CB) y positivamente con la pendiente (PT; ver tabla 3-8). Por otro lado, el patrón de asociación P. ochruros y O. oenanthe se relaciona directamente con la cobertura de roca (CR) y pendiente del terreno (PT). Esto es, la covariación en los efectivos de las cinco especies es debida a las características estructurales de las landas que ocupan, considerando la selección de hábitat particular de cada especie (ver tabla 3-2).

DISCUSION

Las aves manifiestan una fuerte selección de hábitat al ocupar las landas montanas. No obstante, las variaciones en su abundancia están pobremente relacionadas con las variables o no son predecibles (ver MAURER 1976 para un resultado similar). Aunque este "fallo en la modelización de la abundancia de las especies puede ser atribuible a un problema de escala (de muestreo y de respuesta de las aves a las características ambientales; MORRIS 1987), puede postularse que es debido a un problema de insaturación de la ornitocenosis. Esto es, existen en las landas hábitats apropiados para cada especie que no son ocupados. La razón de esta ausencia de estrecha relación entre abundancia-ambiente puede deberse a la inestabilidad climatológica de las áreas montanas donde se asientan estas formaciones vegetales (nevadas y temporales fríos durante Mayo). Además, los picos de productividad de alimento para estas especies (fundamentalmente artrópodos) ocurren en épocas muy restringidas (Junio-Julio), uno o dos meses después del asentamiento en estos medios de las aves. Las especies no podrían rastrear los niveles de productividad previsibles y, además,

serían "rechazadas" de estas áreas montanas por condiciones meteorológicas adversas imprevisibles durante las primeras etapas del período reproductor. Esto originaría que sólo una escasa fracción de la población de cada especie que potencialmente podría ocupar las landas montanas habite en estos medios (ver WIENS 1973, 1974, 1975a,b, WIENS e INNS 1974, ROTENBERRY 1986).

La abundancia global se relaciona directamente con la complejidad estructural media a través de la diversidad de estratos ($\exp H'$). Esto es, una landa con los tres estratos más importantes (roca, herbáceas, matorral) bien representados, debe proporcionar más oportunidades de explotación (tróficas y estructurales; nichos potenciales) que los monótonos matorrales, pastizales y roquedos puros que sólo pueden ser ocupados por unas pocas especies (ver WILLSON 1974, ROTH 1976 y JAMES y WAMER 1982 para un resultado similar; ver no obstante WIENS y ROTENBERRY 1980).

La ausencia de relación abundancia-amplitud indica que las especies no ajustan sus niveles poblacionales siguiendo un similar patrón de relación con los recursos. Cada especie colonizaría estos medios montanos altamente estacionados atendiendo a sus requerimientos (fuerte selección de hábitat) pero su abundancia en la zona sería el resultado de eventos particulares que cada una haya sufrido en otras zonas o períodos del año (áreas de invernada, períodos reproductores previos). Esto concuerda con la invernada de aves en las campiñas del País Vasco atlántico (CARRASCAL y TELLERIA 1985) pero contrasta con lo obtenido en ambientes más estables o donde los recursos (en este caso estructurales) sean más limitados (p. ej. HAILA et al. 1980; VANDER WALL y McMAHON 1984, CARRASCAL 1987 y Capítulo 4).

La componente florística desempeña un importante papel en las prefe-

rencias de hábitat de las especies (caso de A. arvensis y P. modularis) aunque no parece tener importancia en la estructura global de la ornitocenosis (riqueza y densidad). Así, la selección de los brezos (Erica cinerea y Calluna vulgaris) es opuesta a la de los tojos (Ulex gallii) (ver ROTENBERRY 1985 para un resultado similar en estepas norteamericanas). La selección de U. gallii por P. modularis (única especie que nidifica en arbustos y no directamente sobre el suelo) ha de entenderse como consecuencia de la mayor protección (sustento y defensa) que esta planta espinosa proporciona en la nidificación en un paisaje con fuerte presión ganadera.

La ausencia de relación entre riqueza de especies y parámetros ambientales resalta al considerar las fuertes relaciones existentes entre estos dos tipos de variables en otros medios (por ejemplo BILCKE 1982, OSBORNE 1984, CARRASCAL 1987 y referencias allí dadas, Capítulos 2 y 4). Este hecho habla de una insaturación de la ornitocenosis en especies. Esto es, habría una ausencia de especies dentro de la base faunística del País Vasco Atlántico adaptada a ocupar los medios "alpinizados" más diversos y complejos. Las landas montanas serían ocupadas por un subconjunto de la avifauna de la región propia de medios deforestados muy simples que no contendría todas las especies potenciales ocupadoras de estas formaciones.

Por último, la ocupación de las landas por las especies no viene influida por la competencia interespecífica a juzgar por los elevados solapamientos interespecíficos observados (las especies difieren menos entre sí de lo que difieren entre individuos pertenecientes a una misma especie), y la ausencia generalizada de correlaciones significativas negativas entre las especies. Los patrones de asociación interespecífica pueden explicarse recurriendo a las características de la estructura de la vegetación, a

través de la cual se verifica la selección de hábitat por parte de las especies (ver WIENS y ROTENBERRY 1980, WIENS 1984 y MOUNTAINSPRING y SCOTT 1985 para un resultado similar). La ausencia de la competencia interespecífica como factor determinante de la distribución de las especies en las landas montanas, ha de interpretarse como consecuencia de la impredecibilidad ambiental que impide que la ornitocenosis se sature en especies e individuos y como consecuencia de que este medio montano altamente estacional no resulta ser limitante para las especies (en general las aves consumen una escasa fracción del alimento disponible en este tipo de formaciones vegetales; ver WIENS 1973 y WIENS e INNS 1974).

CONCLUSIONES

Los resultados de este capítulo indican que las relaciones entre avifauna y estructura de la vegetación y la organización de la ornitocenosis asociada a las landas montanas del País Vasco atlántico muestran un patrón distinto al observado en las campiñas y repoblaciones durante el período reproductor (ver Capítulos 2 y 4). Esto es, la avifauna de estos medios deforestados no muestra un patrón organizativo claro y predecible, lo cual es atribuible a la inestabilidad ambiental (climatológica) de las landas montanas y a una elevada disponibilidad de "recursos" estructurales para las aves (lugares donde alimentarse y nidificar) que no limitan sus poblaciones (ver en contraste las fuertes relaciones entre abundancia de las especies en las campiñas y cobertura de arbustos y arbolillos en el Capítulo 4). Las conclusiones más importantes emanadas de este trabajo son las siguientes:

- las aves muestran fuertes selecciones de hábitat, aunque las variaciones

de sus abundancias no se relacionan con parámetros fisiognómicos debido a que no ocupan todos los "sectores ambientales" potencialmente ocupables

- la ornitocenosis está insaturada en especies e individuos
- la abundancia global de aves se relaciona directamente con la heterogeneidad horizontal
- la composición florística del matorral es un factor importante determinando la distribución de las especies (brezos vs. tojos)
- la abundancia de las especies no se correlaciona directa y significativamente con su amplitud, con lo cual las aves ajustan sus niveles de densidad en el medio independientemente entre si
- la competencia interespecífica no desempeña ningún papel determinando la distribución de las especies.

	CR	CH	hM	CB	CT	PT	expH'		n
AA	10,3	48,4	0,21	39,6	1,6	0,62	2,06	\bar{x}	29
	18,27	22,84	0,11	22,59	6,68	0,49	0,49	σ	
AS	11,4	53,3	0,19	32,1	1,6	1,35	1,91	\bar{x}	23
	19,19	27,24	0,12	29,26	3,75	0,80	0,50	σ	
PM	19,1	68,7	0,36	1,9	8,6	1,67	1,81	\bar{x}	15
	24,24	19,22	0,15	3,96	13,82	0,49	0,44	σ	
PO	37,5	42,3	0,23	18,5	3,9	1,73	2,36	\bar{x}	15
	19,38	17,41	0,15	26,72	7,82	0,65	0,41	σ	
OO	30,2	60,5	0,19	8,5	1,0	1,86	1,94	\bar{x}	25
	26,21	21,62	0,16	13,71	2,22	0,68	0,40	σ	
AZAR	12,3	62,2	0,21	18,5	4,8	1,34	1,81	\bar{x}	58
	20,93	23,77	0,15	24,25	12,11	0,79	0,54	σ	

Tabla 3-1: Medias (\bar{x}) y desviaciones (σ) de las parcelas de 0,5 ha ocupadas por Alauda arvensis (AA), Anthus spinoletta (AS), Prunella modularis (PM), Phoenicurus ochruros (PO) y Oenanthe oenanthe (OO). CR: cobertura de roca. CH: cobertura de herbáceas. hM: altura media del matorral (en m). CB: cobertura de brezos. CT: cobertura de tojos. PT: pendiente del terreno. exp H': antilogaritmo de la diversidad de los estratos rocoso, herbáceo y arbustivo. n: número de muestras. Las coberturas se expresan en %. AZAR: estructura media de las landas obtenida por muestreo al azar de las áreas censadas.

	$F_{4,102}$	%Inter	AA	AS	PM	PO	OO
CR	7,871	24,6 ***	ns	ns	ns	+ ***	+ ***
CH	3,326	10,0 *	- *	ns	ns	- **	ns
hM	4,201	13,2 **	ns	ns	+ ***	ns	ns
CB	13,912	38,0 ***	+ ***	+ *	- ***	ns	ns
CT	4,615	14,7 **	ns	ns	ns	ns	ns
PT	16,616	42,6 ***	- ***	ns	+ *	+ *	+ **
exp H'	3,361	10,1 *	+ *	ns	ns	+ ***	+ ***

Tabla 3-2: Resultados de los tests de la t de Student comparando las medias de las variables en el espacio ocupado por cada especie con las medias del espacio disponible (AZAR de la Tabla 3-1). +: diferencia significativamente mayor. -: diferencia significativamente menor. Resultados ($F_{4,102}$) de aplicar el análisis de la varianza con el fin de conocer en que variables difieren significativamente las cinco especies. %Inter : componente de variación interespecífica. Para las siglas ver la Tabla 3-1.

	PC1	PC2	PC3
CR	0,809		
CH	-0,813		
hM			0,790
CB		-0,855	
CT			0,899
PT		0,832	
exp H'	0,782		
A.V.	2,100	1,870	1,582
% σ^2	29,997	26,720	22,597
Σ % σ^2	29,997	56,717	79,314
$F_{4,102}$	3,857 **	20,567 ***	6,105 **
% I	11,958	48,190	19,527

Tabla 3-3: Análisis de las Componentes Principales efectuado con la matriz de preferencias de hábitat de las especies (7 variables x 107 muestras). A.V.: autovalor. % σ^2 : porcentaje de la varianza explicado $F_{4,102}$: resultado del análisis de la varianza comparando la situación media de las cinco especies en cada factor. % I: componente de variación interespecífica.

	PC1	PC2	PC3
CR	0,687		-0,656
CH		-0,905	
hM		0,651	0,569
CB	-0,724		
CT	0,876		
PT	0,924		
e ^{H'}		0,957	
A.V.	2,893	2,485	1,145
% σ^2	41,335	35,495	16,364
Σ % σ^2	41,335	76,831	93,195

Tabla 3-4: Análisis de las Componentes Principales con la matriz de 13 parcelas de 10 ha x 7 variables de la estructura de la vegetación. Para las siglas ver la Tabla 3-1.

	PC1	PC2	PC3
AA	-0,633	0,436	-0,080
AS	-0,355	0,453	-0,070
PM	0,744	0,088	0,135
PO	0,355	0,538	-0,571
OO	0,378	-0,016	-0,422
D	-0,097	0,862	-0,256
S	0,146	0,485	-0,091
D/S	-0,211	0,815	-0,364

Tabla 3-5: Correlaciones entre la densidad de cada especie, la densidad global (D) y la riqueza de especies y los tres factores del Análisis de las Componentes Principales de la Tabla 3-3. D/S: correlación parcial entre la densidad global y los factores excluyendo el efecto de la riqueza de especies.

	r		r'	
	D	S	D	S
CR	-0,422	0,343	0,149	0,405
CH	-0,826	-0,380	0,162	0,430
hM	0,370	0,367	-0,704	-0,324
CB	0,488	0,077	0,261	0,379
CT	-0,095	0,141	0,524	0,019
PT	-0,018	0,145	0,255	0,275
e ^{H'}	0,864	0,532	0,809	0,521

Tabla 3-6: Correlaciones parciales entre la densidad (D) y riqueza (S) de especies y variables ambientales (r'). r: correlaciones simples.

	PC1	PC2
AA	-0,723 **	-0,287
AS	-0,713 **	0,189
PM	0,815 **	0,099
PO	-0,050	0,827 **
OO	0,152	0,815 **
Autov.	1,720	1,476
% σ^2	34,403	29,528
Σ % σ^2	34,403	63,927

Tabla 3-7: Análisis de las Componentes Principales con la matriz de composición de la ornitocenosis (5 especies x 13 muestras de 10 ha).

	PC1	PC2
CR	0,181	0,731 **
CH	0,534	-0,246
hM	0,189	-0,024
CB	-0,773 **	-0,279
CT	0,495	-0,108
PT	0,603 *	0,592 *
exp H'	-0,292	0,353

Tabla 3-8: Correlaciones entre las variables estructurales y los factores ornitocenóticos de la Tabla 3-7.

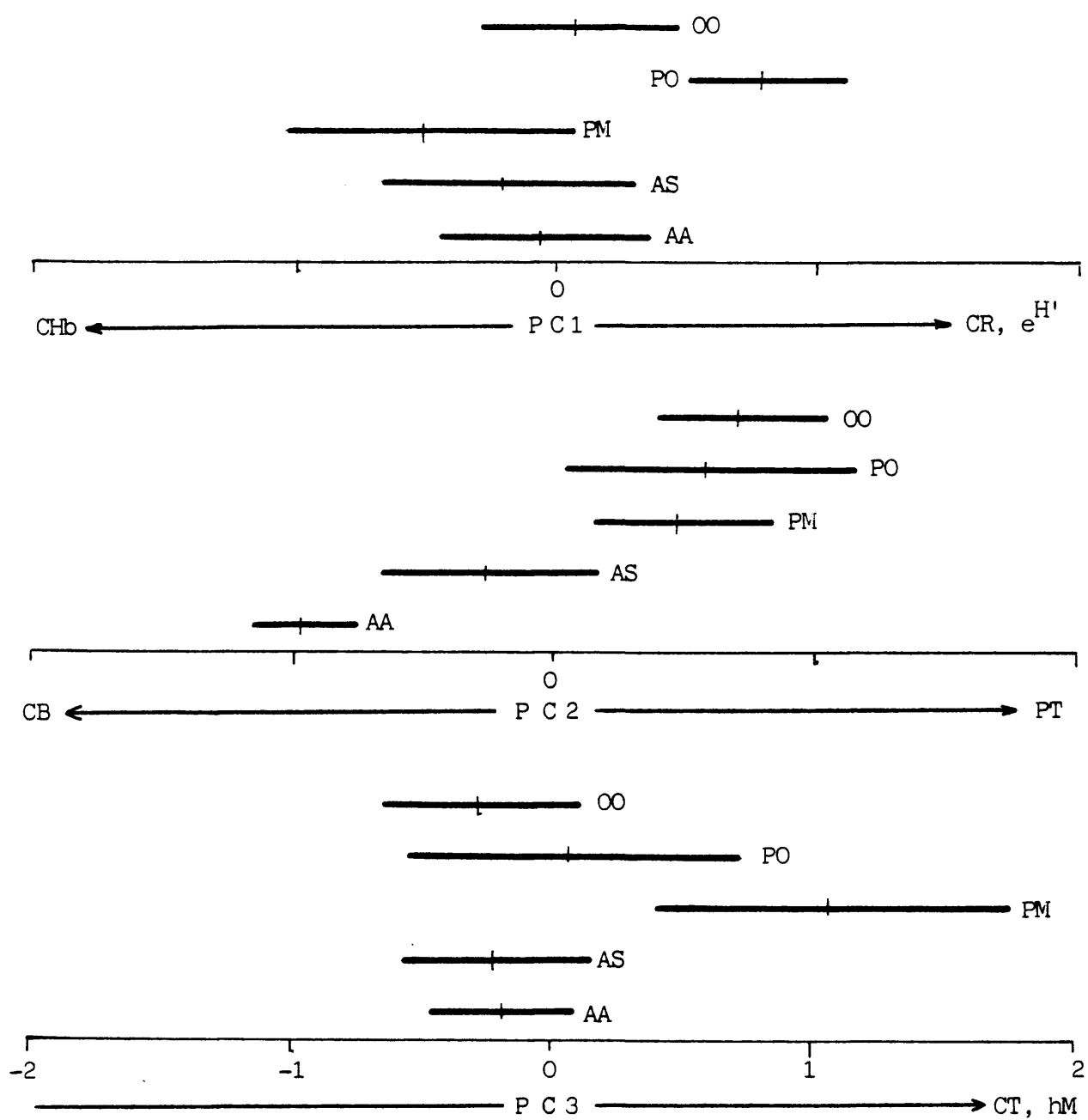


Figura 3-1: Situación media e intervalo de confianza del 95% de las especies en los tres factores de la Tabla 3-1 (Análisis de las Componentes Principales con la matriz de preferencias de hábitat). Para la siglas de las especies ver la Tabla 3-1.

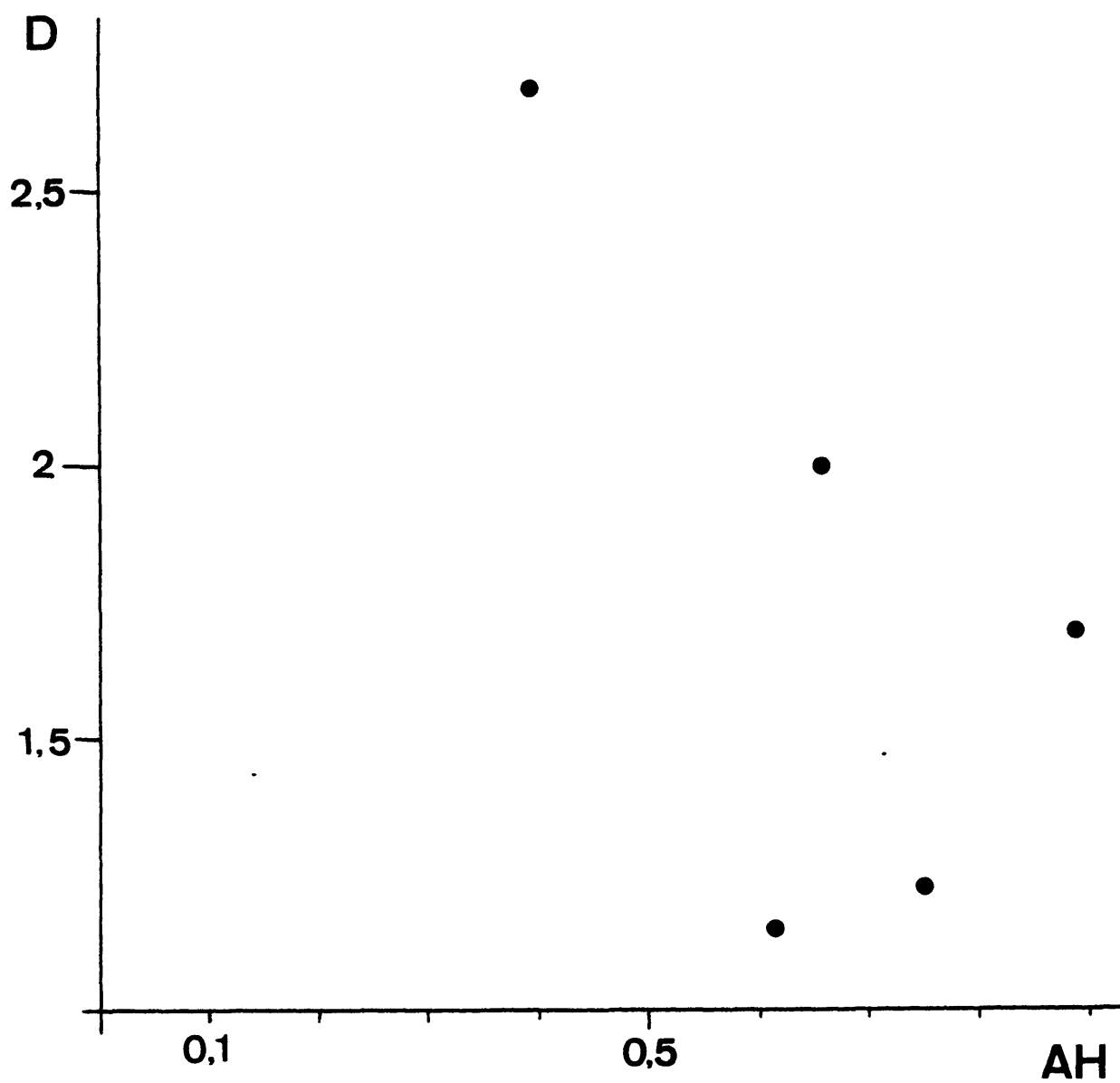


Figura 3-2: Relación entre la amplitud de hábitat de las especies (AH; ver texto) y la abundancia global en el área de estudio (D; aves/10 ha).

CAPITULO 4

RELACION ENTRE AVIFAUNA Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACION EN LOS MEDIOS AGRICOLAS DEL NORTE DE LA PENINSULA IBERICA DURANTE EL PERIODO REPRODUCTOR.

INTRODUCCION

A pesar de la considerable extensión que ocupan las campiñas (prados de siega, pequeños cultivos extensivos y setos) en el Norte de la Península Ibérica, aun son muy escasos los estudios que analizan su avifauna durante el período reproductor (ver no obstante ELOSEGUI 1980, BONGIORNO 1982, CARRASCAL 1986 y FERNANDEZ y GALARZA 1986). Aunque ya se conocen ciertos aspectos descriptivos extensivos de la avifauna ligada a estos medios (gran estacionalidad, elevada diversidad, densidad y captación de migrantes transaharianos y presencia de un número importante de especies que restringen su distribución a este tipo de paisaje) aun existe un profundo vacío de conocimiento en relación con la variación en la composición y estructura de estas ornitocenosis y los factores ambientales determinantes de ésta.

Desde que HILDEN (1965) postulase que la estructura de la vegetación debía ser el factor principal determinante de la distribución de las aves durante el período reproductor, y JAMES (1971) propusiese que las aves al distribuirse responden a la existencia de "tipos fisiognómicos" determinados que reconocen como sus hábitats (niche-gestalts), muchos autores han tratado de establecer relaciones entre avifauna y estructura de la vegetación (para áreas agrícolas ver por ejemplo OSBORNE 1984, CARRASCAL y TELLERIA 1985 a y HINO 1985 y referencias allí dadas). Además, esta aproximación al estudio

de la distribución de las aves permite la creación de modelos que, con carácter predictivo, sean aplicables al conocimiento del impacto que la gestión humana del medio tiene sobre las aves (ver por ejemplo los trabajos recopilados en CAPEN 1981).

Por este motivo, este trabajo estudiará el papel desempeñado por la estructura de la vegetación en la determinación de la composición y organización de la ornitocenosis ligada a las áreas agrícolas de la región Eurosiberiana (RIVAS-MARTINEZ 1981), tratando de analizar los siguientes aspectos:

- factores determinantes de la densidad y riqueza de aves; modelización.
- variables fisiognómicas relacionadas con la distribución y abundancia de los migrantes transaharianos.
- los niveles poblacionales de las especies, ¿están determinados por la disponibilidad de sus hábitats preferidos?.
- insularidad y efecto de borde en los setos como factores influyentes en la densidad y riqueza de aves.

MATERIAL Y METODOS

El área de estudio se sitúa en la zona atlántica del País Vasco (Norte de la Península Ibérica) entre los 50 y 450 m.s.n.m. ($43^{\circ}10'N$, $02^{\circ}30'W$). Para las características botánicas y climatológicas del área de estudio véase GUINEA (1949), ELIAS y RUIZ (1977) y BELLÓT (1978). Los muestreos se efectuaron en cinco localidades distintas que se consideran representativas de las características globales de las campiñas del área de estudio.

Para el estudio de la avifauna se empleó el método del taxiado (JARVINEN y VAISANEN 1975; TELLERIA 1986) con bandas de 25 m a cada lado del trayecto.

Los censos se compartimentaron en muestras de 2,5 ha (500 m de longitud por 50 m de anchura). En total se tomaron 40 muestras (100 ha censadas) que se agruparon en unidades de 4 (10 ha), atendiendo a similitudes en sus características fisiognómicas, con el fin de estabilizar y hacer representativos los valores de densidad de cada especie (10 unidades de 10 ha cada una).

Con el propósito de estudiar la estructura de la vegetación se establecieron cinco parcelas circulares de 25 m de radio dentro de cada muestra de 2,5 ha espaciadas 100 m entre sí. En cada una de estas parcelas se tomaron datos para 7 variables (las coberturas se miden en porcentaje, %):

- cobertura de herbáceas (CHb)
- cobertura de matorral (Rubus spp y Rosa canina principalmente; CM)
- altura media del matorral en metros ($\bar{h}M$)
- altura media del arbolado en metros ($\bar{h}A$)
- número de troncos con más de 2 m de altura y menos de 10 cm de diámetro (nt1)
- número de troncos con más de 2 m de altura y 10 cm de diámetro (nt2)
- número de especies de árboles (nsA).

Las estimas de cobertura se efectuaron visualmente siguiendo el procedimiento propuesto por Prodon (1976). La estructura de la vegetación de cada unidad de 10 ha se estimó mediante la media de cada variable en 20 parcelas circulares de 25 m de radio.

En el análisis de los datos relativos a la estructura de la vegetación de las 10 unidades de 10 ha se ha utilizado el Análisis de las Componentes Principales (PCA; Nie et al. 1975; BHATTACHARYYA 1981) y la rotación Varimax. Con el fin de ilustrar las preferencias de hábitat medias de las es-

pecies mejor representadas en los censos se obtuvo su situación media ponderada en los dos primeros factores del PCA utilizando la siguiente ecuación:

$$S_{PC} = \sum_{i=1}^{10} FSM_i \cdot n_i$$

donde S_{PC} es la situación media de la especie en el factor, FSM_i la situación de la unidad i en el factor y n_i el número de individuos de la especie en la unidad i (ver por ejemplo MAURER et al. 1981).

RESULTADOS

En la tabla 4-1 se muestran las correlaciones simples (r) y parciales (r_p) entre la densidad (D), riqueza de especies (S) y densidad de migrantes transaharianos (D_{MT}) y las variables de la estructura de la vegetación.

La densidad se correlaciona negativamente con la cobertura de herbáceas y directamente con la cobertura y altura del matorral, la altura y densidad del arbolado y el número de especies arbóreas. No obstante al considerar las correlaciones parciales, la abundancia de aves sólo se correlaciona significativamente de modo positivo con la altura de los arbustos ($\bar{h}M$) y la densidad de troncos de arbolillos (<10 cm de diámetro; $nt1$), y negativamente con la cobertura de herbáceas (CHb) y número de especies arbóreas (nsA ; media indirecta del grado de cobertura arbórea de las campiñas). Aunque no llegan a ser significativas a $p \leq 0,05$, la cobertura del matorral (CM ; $p < 0,1$) y el número de árboles desarrollados ($nt2$; $p < 0,1$) se relacionan negativamente con la densidad de aves, mientras que la altura del arbolado

($\bar{h}A$; $p < 0,1$) lo hace positivamente. Esto es, cuando mayor sea la cobertura de arbustos y árboles maduros o mayor la cobertura de herbáceas, y menor la altura de arbustos y arbolado y abundancia de arbolillos, menor será la densidad de aves. Por tanto, las campiñas con mayores abundancias de arbolillos y mayores alturas de arbustos y árboles (a pesar de su escasa cobertura) son las que mantienen mayores densidades de aves. Realizando un análisis de regresión múltiple se obtiene que la cobertura de herbáceas (CHb) y la altura de arbustos ($\bar{h}M$) explican el 91,2% de la variación observada en la densidad de aves ($p < 0,01$):

$$D = 51,71 - 0,573.CHb + 29,709.\bar{h}M$$

La riqueza de especies (S) se correlaciona directamente de modo significativo con todas las variables excepto con la cobertura de herbáceas. Al considerar las correlaciones parciales, tan solo la altura de los arbustos influye significativamente sobre el número de especies. En la Figura 4-1 se ilustra la relación entre estas dos variables.

La densidad de migrantes transaharianos (D_{MT}) se relaciona significativamente con todas las variables estructurales, aunque considerando las correlaciones parciales sólo se relaciona a $p < 0,1$ con la cobertura y altura de matorral. Estas dos variables en conjunto explican el 88% de la variación observada en la densidad de estas aves ($p < 0,01$):

$$D_{MT} = 1,347 + 0,355 CM + 5,604.\bar{h}M$$

Esto es, cuanto mayor sea la cobertura y altura de matorral en las campiñas mayor será la densidad de migrantes transaharianos.

Debido a que las siete variables estructurales están fuertemente co-

rrrelacionadas (el 85,7% de las correlaciones entre pares de variables son significativas a $p \leq 0,05$) se ha utilizado el Análisis de las Componentes Principales con el propósito de sintetizar la información y generar gradientes estructurales independientes que tengan sentido biológico. El primer factor (PC1) es un gradiente de complejidad estructural, ya que se correlaciona positivamente con la altura y cobertura del matorral (CM, $\bar{h}M$), la densidad y altura del arbolado (nt1, nt2 y $\bar{h}A$) y el número de especies arbóreas (nsA). Esto es, opone las campiñas desarboladas y más simples estructuralmente (extremo negativo) a las más arboladas y complejas fisiognómicamente (extremo positivo). PC2 es un factor "cobertura de arbustos" que actúa separando fundamentalmente las campiñas más simples; opone las parcelas con elevadas coberturas de herbáceas a aquellas en que los arbustos están bien representados (fundamentalmente prados de siega abandonados y zonas de valle de suelo más pobre). En conjunto estos dos factores explican el 93,6% de la varianza original (ver tabla 4-2).

En la Tabla 4-3 se muestran las correlaciones entre la densidad de cada especie y PC1 y PC2, y el porcentaje de varianza que de la densidad de cada especie explican ambas componentes. Un bajo porcentaje de varianza ($R^2 \cdot 100$) es indicativo de una amplia distribución en las campiñas respecto a la estructura de la vegetación. Atendiendo a las especies mejor datadas se obtiene que Streptopelia turtur, Alauda arvensis, Lanius collurio, Saxicola torquata, Parus major, Serinus serinus, Emberiza calandra, E. citrinella y Passer montanus son las especies más generalistas en su distribución por las campiñas, ya que sus niveles de densidad no parecen relacionarse con fenómenos estructurales. Las demás especies responden estrechamente a la estructura de la vegetación al correlacionarse significativa y directamente con el gradiente de complejidad estructural (PC1).

Anthus trivialis se diferencia como la especie característica de las campiñas abiertas abandonadas al relacionarse negativamente con PC1 y positivamente con PC2 (aumento de la cobertura del matorral propio de prados pobres y abandonados).

La densidad total de aves se correlaciona significativamente con PC1 ($r=0,854$, $n=10$, $p<0,01$) pero no con PC2 ($r=0,450$, $n=10$, $p>0,1$) de manera que aumenta la abundancia de aves al aumentar la complejidad estructural y biomasa vegetal de las campiñas. Otro tanto ocurre con la riqueza de especies (PC1: $r=0,880$, $p<0,01$; PC2: $r=0,292$, $p>0,1$; $n=10$ en las dos correlaciones). No obstante, si se excluye el efecto que la riqueza tiene sobre la densidad se obtiene que la densidad de aves no se correlaciona significativamente con PC1 (correlación parcial; $r=0,173$, $n=10$, $p>0,1$). Este hecho es debido a la estrecha relación existente entre densidad y riqueza ($p<0,01$; ver Figura 4-2) de manera que los niveles de densidad de la ornitocenosis son determinados por la captación de especies y no por fenómenos estructurales estrechamente relacionados con la abundancia. La densidad de migrantes transaharianos se correlaciona positivamente con PC1 y PC2 (PC1: $r=0,706$, $n=10$, $p<0,05$; PC2: $r=0,600$, $n=10$, $p<0,1$) de manera que cuanto mayor sea la complejidad estructural y cobertura de arbustos de las campiñas mayor será la abundancia de este grupo de especies. En conjunto estas dos componentes de la estructura de la vegetación explican el 86,05% de la varianza de la densidad de los migrantes transaharianos ($p<0,01$; ver Figura 4-3).

En la Figura 4-4 se ilustran las preferencias de hábitat medias de las especies dentro del gradiente de complejidad estructural global (PC1) y su relación con la especialización en la selección de hábitat (ESP; dis-

tancia euclídea entre la situación media de cada especie en el plano PC1-PC2 y el origen de dicho espacio; PC1=0 y PC2=0 -características medias de las campiñas censadas-). Existe una relación parabólica entre especialización en las preferencias de hábitat (distancia ente espacio ocupado y disponible) y situación media en el gradiente de complejidad estructural, de modo que las aves que muestran mayores especializaciones (= menores amplitudes) son las adaptadas a los extremos del gradiente (áreas despejadas de prados, y campiñas muy arboladas y sotos). No existen pájaros especializados en utilizar sectores de complejidad intermedia, siendo generalistas las especies que viven en campiñas de este tipo (caso de L. collurio). A pesar de una mayor disponibilidad ambiental de áreas desarboladas de prados (extremo negativo de PC1) que de setos y sotos (extremo positivo), hay un número considerablemente mayor de especies adaptadas a habitar en sectores estructurales complejos (ver Figura 4-4). Las especies migrantes transaharianas (ver Figura 4-4) se distribuyen a lo largo de todo el gradiente de complejidad estructural y del espectro de especialización en las preferencias medias de hábitat, no diferenciando significativamente de las no migrantes ($p > 0,1$ en los dos tests de la U efectuados).

La especialización en las preferencias de hábitat (como medida inversa a la disponibilidad ambiental del hábitat preferido) se correlaciona inversa y significativamente con la densidad de migrantes transaharianos ($p < 0,01$; ver Figura 4-5). Esto es, la abundancia de estas aves en las campiñas viene determinada por la disponibilidad del hábitat apropiado para cada especie. La estructura de la vegetación es, por tanto, un factor influyente en la determinación de los efectivos de estas especies. Aunque también se ha obtenido una correlación negativa entre estas variables para las especies sedentarias, ésta no llega a ser significativa ($r = -0,527$,

$n=13$, $p < 0,1$; no se ha incluido a S. serinus y Carduelis chloris por ser especies que muestran desplazamientos invernales hacia zonas más meridionales de la Península Ibérica -ver ASENSIO 1984, 1985 y 1987 -).

En la Tabla 4-4 se ilustra la estructura de la ornitocenosis ligada a los setos más arbolados de las campiñas y la de otros medios forestales del área de estudio (pinos, robledales y hayedos; datos inéditos). Los setos, a pesar de presentar una menor altura y densidad del arbolado (2-3 veces menos; ver \bar{h}_A y n_t en Tabla 4-4) y una menor cobertura de matorral (2-4 veces menos; CM) mantienen ornitocenosis con elevadas densidades (sólo superadas por los pinos maduros) y riquezas (en ellos se obtienen los mayores valores dentro del conjunto del País Vasco Atlántico). Esto es, los setos de las campiñas, a pesar de ser unos bosques isla con escaso desarrollo y cobertura del estrato arbóreo y arbustivo, son habitados por una ornitocenosis con una densidad y riqueza comparable o superior a la de medios forestales (autóctonos e implantados) con una mayor complejidad estructural y biomasa.

DISCUSION

Los resultados de este trabajo apoyan la hipótesis de HILDEN (1965) de que las características estructurales del medio son de primordial importancia en la determinación de la distribución y niveles poblacionales de las especies, debido al elevado grado de predecibilidad de la riqueza y densidad de aves. La influencia de la estructura de la vegetación debe producirse fundamentalmente a nivel de la nidificación (emplazamiento de los nidos), ya que tanto la densidad como la riqueza se correlacionan con la altura del estrato arbustivo; una masa arbustiva desarrollada en altura

(independientemente de su cobertura) debe proporcionar una buena protección durante la nidificación, frente a los predadores y las inclemencias del tiempo, en las marañas de Rubus spp y Rosa spp, más que ejercer su influencia sobre las estrategias de búsqueda del alimento.

Al igual que han obtenido otros autores, la densidad y riqueza de aves se relaciona directamente con el volumen de la vegetación y complejidad estructural (MacARTHUR Y MacARTHUR 1961; KARR 1968; BLONDEL et al 1973; WILLSON 1974; NILSSON 1979; BILCKE 1982; VANDER WALL y MacMAHON 1984; HINO 1985, etc). No obstante, las características de la estructura de la vegetación actúan a través del número de especies que pueden ocupar un determinado sector de las campiñas, y no a través de la cuantía de aves que de todas ellas puede soportar este medio. Por tanto, la densidad global de aves en las campiñas está regulada por otros factores ajenos a las características de la estructura de la vegetación, actuando ésta tan solo sobre el número de especies que pueden ocuparlas (similares resultados obtienen BILCKE 1982 y CARRASCAL 1987).

A pesar de que las aves parecen estar limitadas en su distribución por la disponibilidad de sus hábitats apropiados atendiendo a la estructura de la vegetación, no todas las especies están limitadas de forma similar. Los migrantes transaharianos (pájaros especializados en el área de estudio fundamentalmente por medio ecotónicos -especialmente setos de campiñas-; ver CARRASCAL 1986) ajustan sus densidades en las campiñas a la disponibilidad de sus hábitats preferidos de un modo más estrecho que las especies sedentarias, las cuales alcanzan sus mayores abundancias en otros medios (salvo E. cirrus que restringe su distribución a las campiñas). La ocupación de las áreas agrícolas del País Vasco por las especies no migrantes sería

residual y su densidad estaría menos limitada por fenómenos estructurales debido a que sus complejos fisiognómicos preferidos (niche-gestalts de JAMES 1971) están ampliamente representados en otras formaciones vegetales más extendidas dentro de la región de estudio (tendrían más espacio potencial por el que distribuirse). No obstante, y a pesar de la diferente intensidad de respuesta de los migrantes transaharianos y las especies sedentarias a la disponibilidad de sus hábitats en las campiñas, existe una fuerte relación inversa entre densidad de todas las especies y especialización en las preferencias de hábitat (medida inversa a la amplitud): $r=0,649$, $n=21$, $p < 0,01$. Este resultado apoya la hipótesis de McNAUGHTON y WOLF (1970) según la cual la abundancia de los organismos debe correlacionarse con la amplitud de distribución de las especies cuando los recursos del medio son limitantes, y los organismos de una comunidad responden a la disponibilidad siguiendo un mismo patrón. Este hecho, también encontrado por otros autores (por ejemplo HAILA et al. 1980; HOLMES y ROBINSON 1981; VANDER WALL y McMAHON 1984; CARRASCAL 1987), contrasta con lo obtenido por CARRASCAL y TELLERIA (1985) para la ornitocenosis invernante en las campiñas de esta región de estudio. Esta discrepancia estacional en el patrón de relación abundancia-amplitud para las campiñas, puede entenderse como consecuencia de una mayor adversidad e impredecibilidad ambiental durante el invierno que impide que la comunidad se sature en especies e individuos. Por otro lado, durante el invierno, debido a que las especies no están restringidas a una misma área por motivos reproductores, la impredecibilidad meteorológica dentro y fuera de la región de estudio puede provocar fugas de tempero que afecten en distinta medida a las especies de una comunidad atendiendo a sus nichos espaciales y tróficos (ver CARRASCAL et al. en prensa), y que impidan que todas las especies

de la ornitocenosis ajusten sus niveles de abundancia siguiendo un mismo patrón con la estructura de la vegetación, dependiendo de la disponibilidad de tipos o complejos fisiognómicos.

Los migrantes transaharianos no ocupan con más intensidad las áreas de menor complejidad estructural como han apuntado HERRERA (1978) para toda Europa y BILCKE (1984) para una serie sucesional de coníferas en Bélgica. Como grupo, en las campiñas, sólo parecen responder a la cobertura y altura (desarrollo) del estrato arbustivo, lo cual debe relacionarse con el emplazamiento de los nidos, ya que la mayoría de estas especies nidifican en arbustos y buscan el alimento en otros sustratos (suelo, follaje, aire, etc.). Esto es, independientemente de la complejidad global de la estructura de la vegetación, los migrantes transaharianos seleccionan las áreas con mayor desarrollo del matorral. Este resultado pone de manifiesto la existencia de variaciones locales en los niveles de recepción de estas especies no contempladas por modelos generales (por ejemplo HERRERA 1978), y lo difícil que resulta establecer relaciones universales (incluso a escala intercontinental) que expliquen la distribución de estas aves durante el período reproductor (ver por ejemplo MacARTHUR 1959; WILLSON 1976; HERRERA 1978 y POTTI 1985 para distintas hipótesis). No obstante, los resultados de este trabajo parecen apoyar la hipótesis de BILCKE (1984) según la cual, la distribución de estas especies durante el período reproductor vendría determinada por las características de sus hábitats, que durante su estancia invernal en Africa son medios arbustivos estructuralmente simples.

La mayor densidad y riqueza de los setos respecto a la que le correspondería atendiendo a un gradiente de complejidad estructural global para

toda el área de estudio (ver Tabla 4-4), implica que estas formaciones vegetales actúan como islas forestales aglutinando, en reducidos espacios, una elevada cantidad de especies e individuos que en zonas agrícolas extensas desarboladas no encuentran el hábitat apropiado para su existencia durante el período reproductor. Así, son habitados por especies forestales propias de bosques caducifólios y por pájaros "de borde" que dentro del contexto del País Vasco Atlántico restringen su distribución a estas formaciones (ver ODUM 1959; GROMADZKI 1970; HINO 1985 y O'CONNOR y SHRUBB 1986 para unos resultados similares).

La gestión humana de estos medios agrícolas debe evitar la eliminación de las masas de arbustos que alcancen mayor altura y la supresión de pequeños árboles caducifolios de grandes zonas. De ser reducidas las superficies de los setos deberían conservarse sectores con elevadas alturas de arbustos (aunque tengan escasa cobertura) y densidades de arbolillos. La eliminación o reducción de las campiñas (y en particular de los setos) en el País Vasco atlántico para su transformación en áreas de cultivo extensivo o zonas de repoblación de Pinus radiata traería consigo una considerable reducción de los efectivos poblacionales de los migrantes transaharianos.

CONCLUSIONES

A continuación se resumen brevemente las conclusiones emanadas de este trabajo:

- La composición, densidad y riqueza de la ornitocenosis asociada con las campiñas del norte de la Península Ibérica muestra una considerable variación que es perfectamente explicada atendiendo a la estructura de la vegetación. El aumento de la densidad y riqueza está asociado con el

incremento de la complejidad estructural y volumen de la vegetación, siendo la altura del estrato arbustivo el principal responsable de las variaciones observadas en estos dos parámetros ornitocenóticos.

- La comunidad de aves responde fundamentalmente a la estructura de la vegetación a través de la riqueza, mientras que la densidad parece relacionarse con otros fenómenos no estructurales.

- La abundancia de migrantes transaharianos está asociada en las campiñas al desarrollo del estrato arbustivo (altura y cobertura), relacionándose directamente con el gradiente de complejidad estructural.

- En general, las abundancias de las especies se relacionan con la disponibilidad de sus hábitats preferidos en las campiñas, de manera que la estructura de la vegetación es un factor determinante de los niveles poblacionales de las aves (apoyo a la hipótesis de HILDEN 1965). Esta relación es muy estrecha en los migrantes transaharianos, mientras que es más laxa en las especies sedentarias.

- La elevada densidad y riqueza de aves de los setos respecto a medios forestales de mayor complejidad estructural y volumen de la vegetación se explica por su insularidad dentro de áreas agrícolas extensas desarboladas, y por el "efecto de borde".

	D		S		D_{MT}	
	r	r_p	r	r_p	r	r_p
CHb	-0,691	-0,808	-0,531	-0,358	-0,738	-0,336
CM	0,730	-0,575	0,644	-0,397	0,837	0,585
$\bar{h}M$	0,947	0,858	0,954	0,698	0,890	0,583
$\bar{h}A$	0,942	0,593	0,889	-0,379	0,842	0,548
nt1	0,942	0,755	0,891	0,039	0,835	0,548
nt2	0,909	-0,613	0,839	-0,040	0,924	-0,033
nsA	0,940	-0,673	0,911	0,247	0,817	-0,415

Tabla 4-1: Correlaciones simples (r) y parciales (r_p) entre la densidad de aves (D; aves/10 ha), la riqueza de especies (S; especies en 10 ha) y la densidad de especies migrantes transaharianas (D_{MT} : aves/10 ha). $|r|= 0,632^*$; $|r|= 0,765^{**}$.

CHb: cobertura de herbáceas. $\bar{h}M$: altura media del matorral. $\bar{h}A$: altura media del arbolado. nt1: número de troncos de menos de 10 cm de \emptyset . nt2: número de troncos con más de 10 cm de \emptyset . nsA: número de especies de árboles.

	PC1	PC2
CHb	-0,292	-0,907**
CM	0,454	0,838**
$\bar{h}M$	0,909**	0,326
$\bar{h}A$	0,926**	0,329
nt1	0,880**	0,437
nt2	0,823**	0,480
nsA	0,917**	0,353
Autovalor	4,268	2,286
% σ^2	60,970	32,651
Σ % σ^2	60,970	93,261

Tabla 4-2: Análisis de las Componentes Principales con los datos de la estructura de la vegetación de las 10 parcelas de campiña.

		PC1	PC2	$R^2 \times 100$
<u>Streptopelia turtur</u>	STT	0,060	-0,299	9,29
<u>Alauda arvensis</u>	AA	-0,441	-0,286	27,69
<u>Anthus trivialis</u>	AT	-0,528	0,621	66,28 *
<u>Lanius collurio</u>	LC	0,199	-0,203	8,06
<u>Saxicola torquata</u>	SXT	-0,527	-0,131	29,52
<u>Sylvia atricapilla</u>	SA	0,760	0,452	78,36 **
<u>Sylvia borin</u>	SB	0,824	0,503	93,40 **
<u>Erithacus rubecula</u>	ER	0,857	0,464	95,12 **
<u>Phylloscopus collybita</u>	PHC	0,824	0,503	93,40 **
<u>Turdus merula</u>	TM	0,779	0,373	74,74 **
<u>Hippolais polyglotta</u>	HP	0,737	0,505	80,00 **
<u>Muscicapa striata</u>	MS	0,817	0,521	94,10 **
<u>Cettia cetti</u>	CTC	0,851	0,411	89,48 **
<u>Troglodytes troglodytes</u>	TT	0,787	0,394	77,61 **
<u>Parus major</u>	PM	0,367	-0,106	14,57
<u>Serinus serinus</u>	SS	0,591	0,413	52,10
<u>Carduelis chloris</u>	CCH	0,810	0,392	81,13 **
<u>Emberiza calandra</u>	ECA	-0,549	-0,069	30,63
<u>Emberiza cirrus</u>	ECR	0,864	0,319	84,96 **
<u>Emberiza citrinella</u>	ECT	-0,413	0,165	19,75
<u>Passer montanus</u>	PSM	0,328	-0,179	13,93

Tabla 4-3: Correlación entre la densidad de especies y los dos primeros factores del Análisis de las Componentes Principales (PC1 y PC2).

$R^2 \times 100$: porcentaje de varianza explicado por PC1 y PC2.

	D	S ₁₀	$\bar{h}A$	nt	CM
SETOS ARBOLADOS	60,8	21,2	6,5	27,5	12,8
PINARES MADUROS	71,5	14,0	18,2	57,0	25,0
ROBLEDALES	54,0	20,0	13,7	39,5	53,1
HAYEDOS	34,4	12,3	15,0	58,2	32,1

Tabla 4-4: Densidad (D; aves/10 ha), riqueza (S₁₀; especies en 10 ha) y características de cuatro medios arbolados del País Vasco atlántico.
nt: número de troncos/0,2 ha.

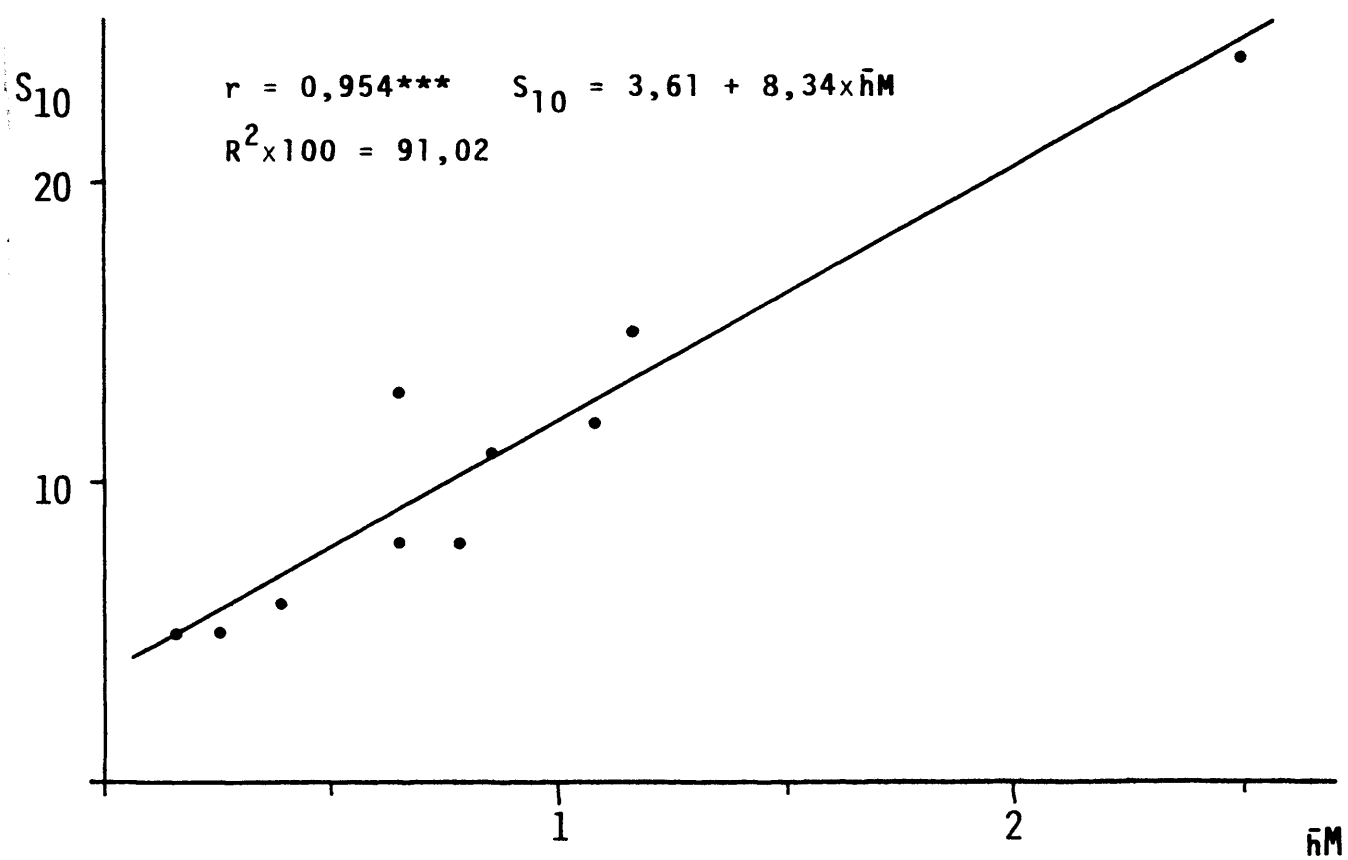


Figura 4-1: Relación entre la riqueza de especies (S_{10} ; especies en 10 ha) y la altura del matorral ($\bar{h}M$).

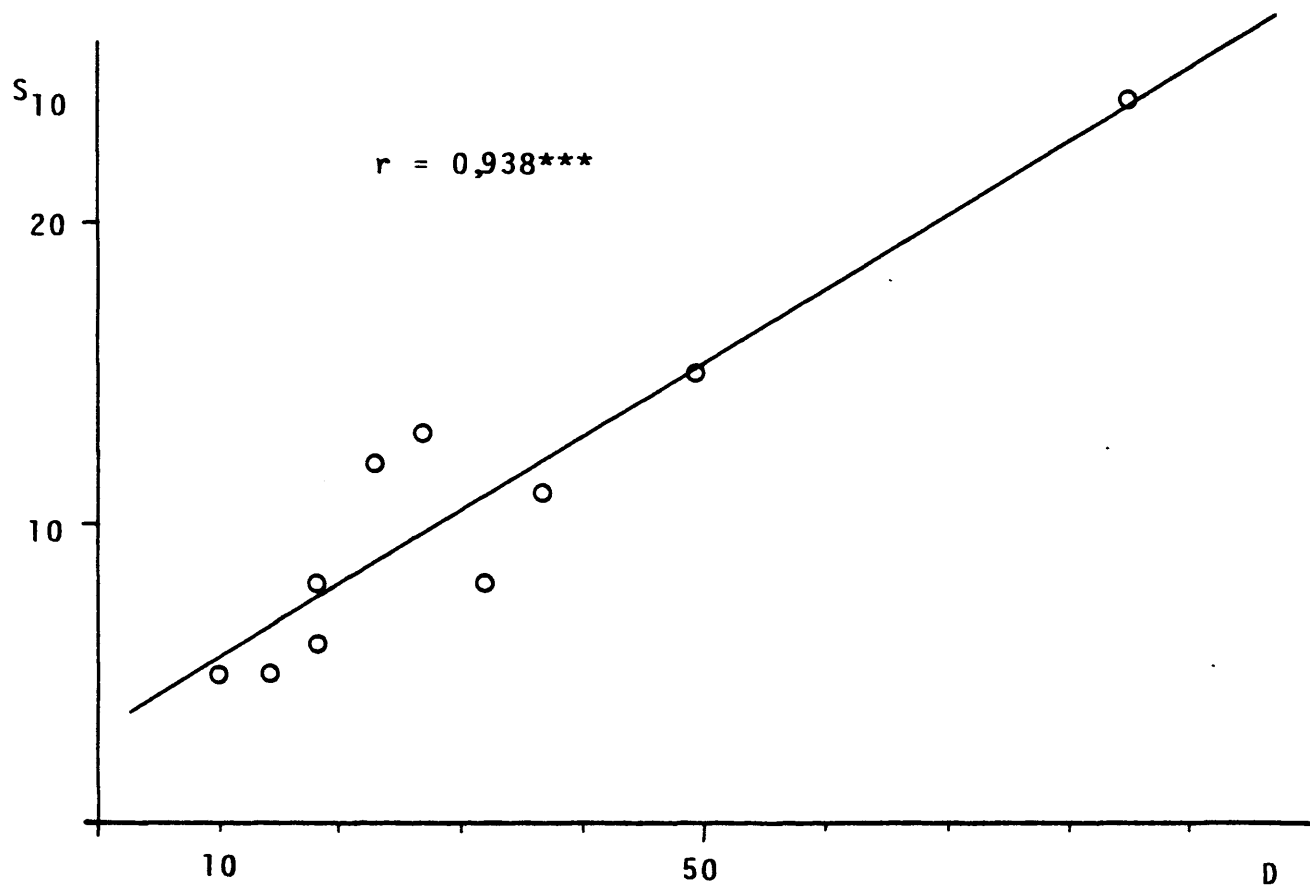


Figura 4-2: Relación entre densidad (D ; aves/10 ha) y riqueza (S_{10} : especies en 10 ha).

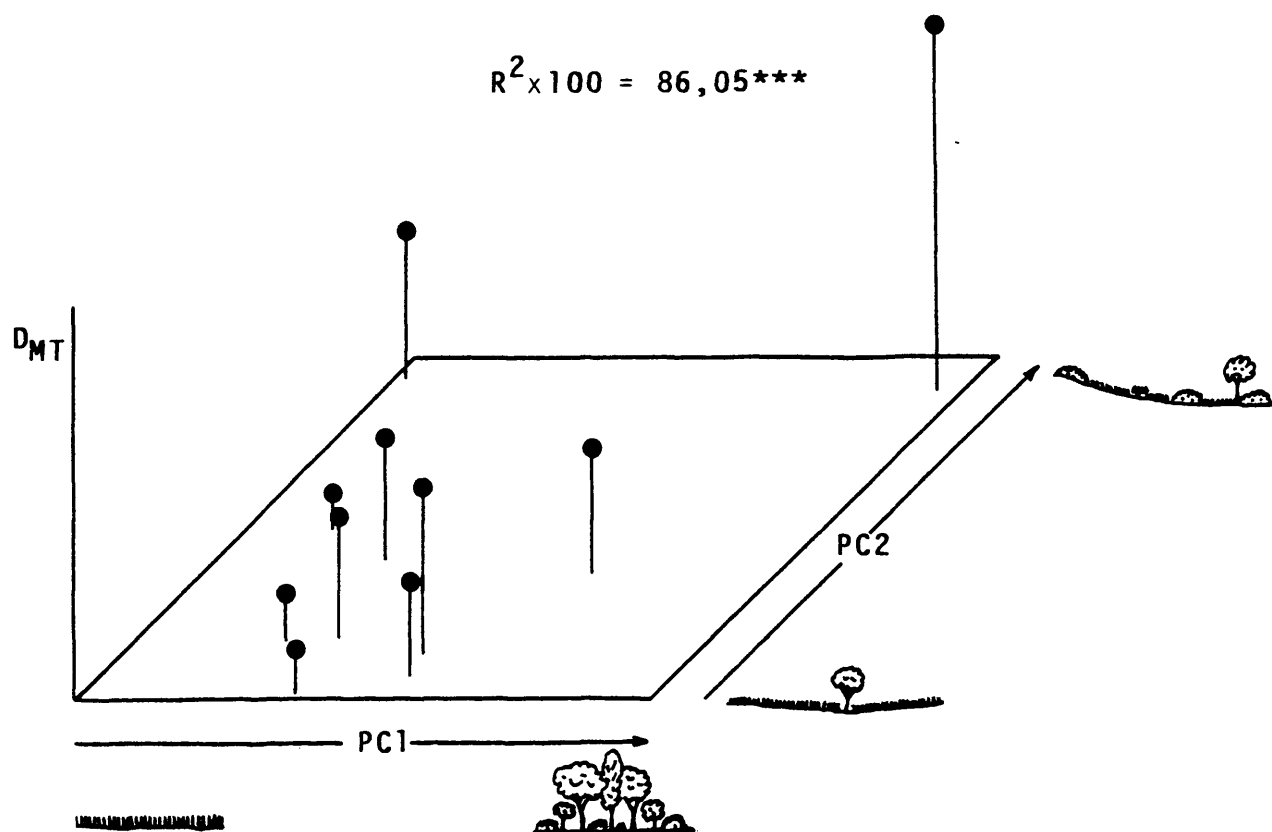


Figura 4-3: Relación entre la densidad de migrantes transaharianos (D_{MT} ; aves/10 ha) y los dos factores del Análisis de las Componentes Principales (ver Tabla 4-2). $R^2 \times 100$: coeficiente de determinación del análisis de correlación múltiple.

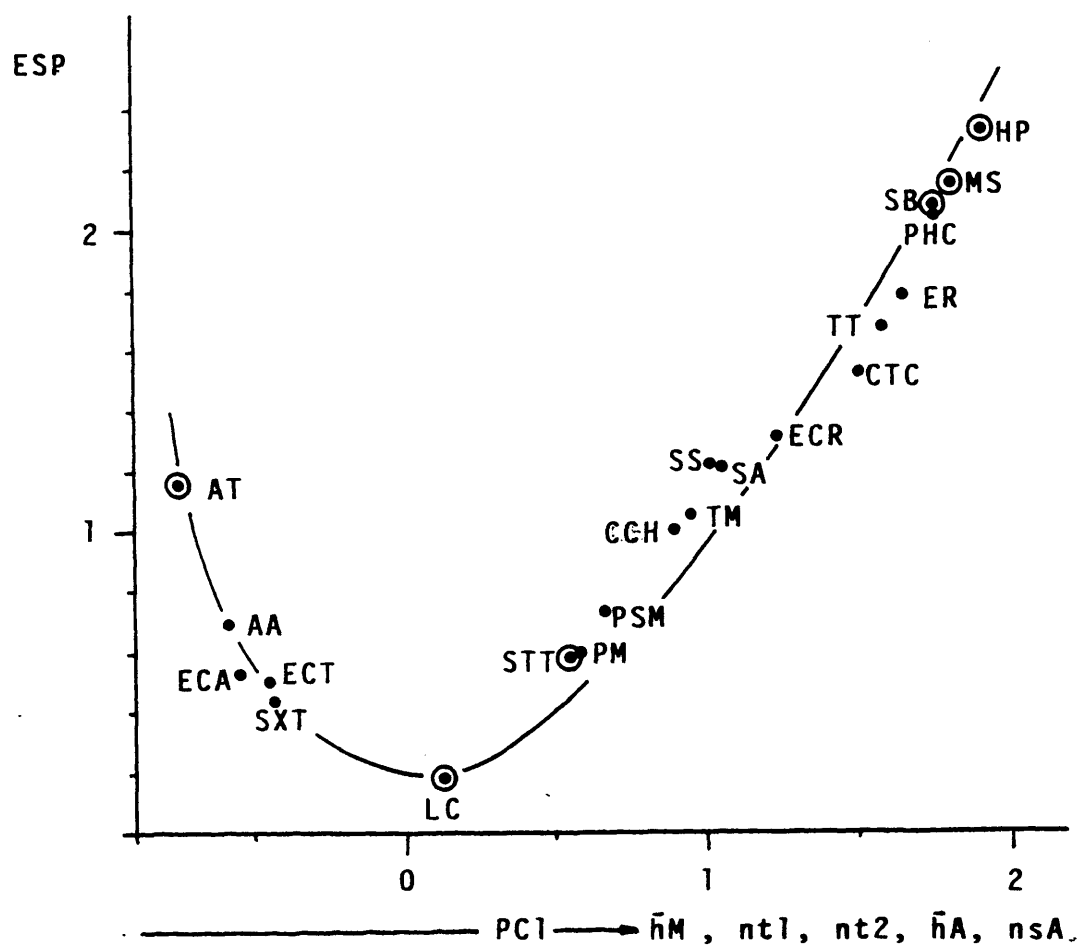


Figura 4-4: Relación entre la situación de las especies en el gradiente de complejidad estructural global (PC1) y la especialización (medida inversa a la disponibilidad de los hábitats preferidos; ver texto) en la selección de hábitat (ESP). ⊙: migrantes transaharianos.

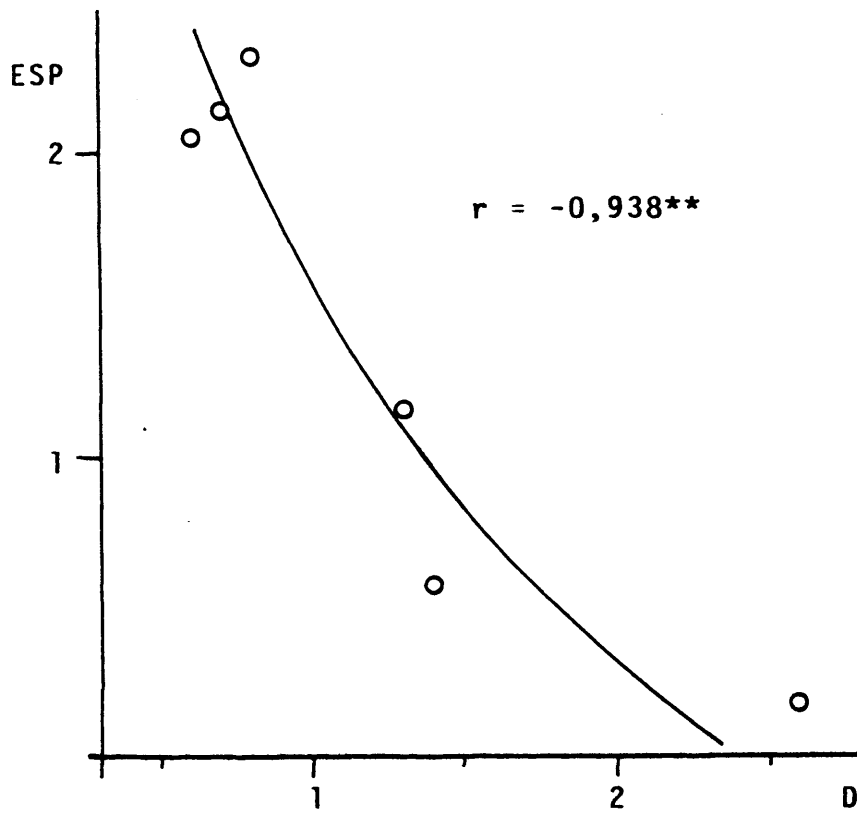


Figura 4-5: Relación entre la densidad de las especies migrantes transaharianas y la disponibilidad de sus hábitats preferidos (medida inversamente por ESP).

CAPITULO 5

AVIFAUNA INVERNANTE EN LOS MEDIOS AGRICOLAS DEL NORTE DE ESPAÑA. PAPEL DE LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACION Y LA COMPETENCIA INTERES- PECIFICA.

INTRODUCCION

La campiña es el medio agrícola más extendido en la región eurosiberiana de la Península Ibérica. Su heterogeneidad en el plano horizontal determina su carácter ecotónico, ya que en una escasa superficie de terreno pueden encontrar cultivos, prados, setos, sotos fluviales, etc. Los recientes estudios de su avifauna (GALARZA, 1982; TELLERIA, 1983 a; MUÑOZ, 1985, y CARRASCAL, 1986 a) caracterizan a sus ornitocenosis como muy estacionales, estando constituidas en el invierno mayoritariamente por especies estrictamente invernantes o que no están presentes durante la época reproductora. En este sentido destaca por ser el medio más importante para la recepción de invernantes de todos los existentes en el País Vasco atlántico (TELLERIA, 1983 a; CARRASCAL, 1986 a). No obstante, el carácter puramente observacional de estos estudios ha aportado poca información sobre la estructura y organización de estas comunidades invernantes.

Debido a su condición de ecotono a pequeña escala, los métodos de censo extensivos tradicionales (TELLERIA, 1978) no son apropiados para estudiar las respuestas de las aves a este mosaico ambiental. Por ello se ha preferido utilizar una aproximación autoecológica a las preferencias de hábitat de cada especie previa al estudio de la ornitocenosis como conjunto (véase, por ejemplo, JAMES, 1971; SABO, 1980, y COLLINS et al., 1982, y JAMES y

BOECKLEN, 1984, para una discusión de este aspecto en el seno de las teorías ecológicas de comunidades). Este análisis ilustra las relaciones existentes entre las aves y los gradientes ambientales obtenidos a partir de variables discretas por el empleo de técnicas multivariantes (véase, por ejemplo, CAPEN, 1981, y los artículos allí presentados).

Posteriormente se ha ensayado un nuevo planteamiento de estudio de comunidades mediante el análisis de los parámetros de las asociaciones interespecíficas dentro de los gradientes ambientales multivariantes más representativos. Esta aproximación al concepto de comunidad, más "experimental" que observacional por el empleo del control estadístico de los datos (OSBORNE, 1984), permite analizar la composición y estructura de la ornitocenosis desde múltiples puntos de vista.

Desde que HUTCHINSON (1957) y MACARTHUR (1958) apuntaron que la competencia interespecífica podría estructurar las comunidades, ésta ha sido la principal idea en torno a la cual ha girado la ecología de taxocenosis. Este argumento, junto con los hechos, muchas más veces supuestos que demostrados, de que las comunidades están saturadas y en equilibrio, ha sido recientemente rechazado o puesto en duda (véase, por ejemplo, CONNELL, 1975; WIENS, 1977; ROTENBERRY, 1980; ROTENBERRY Y WIENS, 1980; WIENS Y ROTENBERRY, 1981; SCHLUTER, 1982; SIMBERLOFF, 1982; JAMES y BOECKLEN, 1984). Este es el motivo por el que este trabajo, siguiendo la línea propuesta por WIENS (1984), analizará la estructura de la ornitocenosis invernante en las campañas del País Vasco atlántico, tratándola de situar en un "gradiente de estados de equilibrio".

Dentro del contexto del estudio de la composición y estructura de las orni-

tocenosis invernantes en los medios agropecuarios del centro-norte de la Península Ibérica (véase TELLERIA y SANTOS, 1985), este trabajo analizará, a una escala geográfica más limitada, los siguientes aspectos:

- factores estructurales determinantes de la selección de hábitat de las especies y respuestas de las aves a éstos;
- amplitud en las preferencias de hábitat; relación entre dominancia y amplitud;
- estructura de las asociaciones de especies más destacadas atendiendo a la estructura de la vegetación;
- papel de la competencia interespecífica en la selección de hábitat;
- relación entre el patrón de distribución de las especies a nivel local (este estudio) y regional (véase TELLERIA y SANTOS, 1985).

AREA DE ESTUDIO

El área de estudio se sitúa en el norte de la Península Ibérica, sector oriental de la cornisa cantábrica, dentro del País Vasco atlántico. Para una descripción de las características botánicas de esta zona, véase TELLERIA (1983), TELLERIA y SANTOS (1985), y referencias allí dadas.

Los muestreos se llevaron a cabo en el invierno de 1984-85 (24-XII-1984 a 3-II-1985) a lo largo de nueve días de campo en seis localidades distribuidas por el área de estudio y representativas de las condiciones ambientales de las áreas agrícolas del País Vasco atlántico. Estas son las siguientes:

- a) Iturrigorri (Bilbao, Vizcaya): 43° 14' N, 2° 56' W. 200 m.s.n.m.
- b) Urdúliz-Butrón (Vizcaya): 43° 23' N, 2° 56' W. 80 m.s.n.m.

- c) Gatika-Munguía (Vizcaya): 43° 22' N, 2° 52' W. 75 m.s.n.m.
- d) Arehavaleta-Mondragón (Guipúzcoa): 43° 03' N, 2° 31' W. 250 m.s.n.m.
- e) Aramayona (Alava): 43° 03' N, 2° 34' W. 350 m.s.n.m.
- f) Valle de Orduña (Vizcaya-Alava): 42° 59' N, 3° 00' W. 300 m.s.n.m.

Los inviernos en las zonas de valle del área de estudio están caracterizados por temperaturas medias comprendidas entre 10° y 5°C y precipitaciones, casi exclusivamente en forma de lluvia, que oscilan entre 100 y 175 mm/m² por mes (véase datos de ELIAS y RUIZ, 1977). En invierno 1984-1985 un temporal frío polar afectó durante enero el área de estudio, cubriéndola con una espesa capa de nieve trayendo consigo temperaturas extremadamente bajas (hasta -10°C) que se prolongaron durante unas tres semanas. No obstante, todos los muestreos se realizaron en condiciones invernales "típicas" antes y después del temporal (la nieve no cubría el suelo de las campiñas).

MÉTODOS

Para estudiar las relaciones entre las aves y la estructura del medio se recorrieron, a lo largo de todo el día de muestreo, las zonas de estudio tratando de pasar por el mayor número de sitios con el fin de no sesgar los datos hacia alguno de los tipos de hábitats (setos, prados, cultivos, etc.) Cada vez que se observaba un ave solitaria o un bando, tanto monoespecífico como heteroespecífico, se tomaba una muestra circular de 25 m. de radio, cuyo centro venía definido por la situación del individuo observando, o por el punto medio del espacio ocupado por el bando. Esta técnica ha sido utilizada por numerosos autores en estudios que atañen a una variedad de especies, habiéndose empleado radios de diferentes longitudes (véase, por

ejemplo, JAMES y SHUGART, 1970; NOON, 1981a, 1981b; RAPHAEL, 1981 COLLINS et al., 1982; JAMES et al., 1984, y RATTI et al., 1984). En cada una de estas parcelas circulares de aproximación 0,2 ha se anotaron los siguientes datos: especie(s) ornítica(s), número de individuos de cada especie y 28 variables estructurales. Debido a que muchas de las 28 variables estaban fuertemente correlacionadas entre sí o proporcionaban información irrelevante habida cuenta de la escasa representación de los tributos que medían, se han considerado tan solo las diez siguientes:

- CTL: cobertura (%) de superficie, arada o en barbecho, desprovista de vegetación viva;
- CH: cobertura (%) de herbáceas (prados o plantas de huerta);
- CA: cobertura (%) de arbustos (Rubus spp. fundamentalmente);
- CAA1: cobertura (%) de árboles con menos de tres metros de altura (estrato subarbóreo);
- CAA2; cobertura (%) del estrato arbóreo por encima de tres metros de altura (estrato arbóreo superior);
- hA: altura media (m) del estrato arbustivo;
- hAA: altura media (m) del estrato arbóreo;
- hmAA: altura máxima (m) del arbolado;
- nt1: número de troncos con un diámetro, a la altura del pecho, comprendido entre 10 y 30 cm.
- nt2: número de troncos con un diámetro superior a 30 cm.

El estrato arbóreo estaba compuesto mayoritariamente por Crataegus monogyna, Salix spp., Prunus spp., Quercus spp. Betula pendula, Alnus spp., Castanea sativa y Pinus radiata.

Todas las estimas se realizaron visualmente de modo aproximado previo entrenamiento. Las coberturas se midieron utilizando una escala de ocho

categorías (0, 1-5, 6-12, 13-25, 26-50, 51-75, 76-90 y 91-100%) empleando el procedimiento propuesto por PRODON (1976). El motivo de que se hayan establecido cuatro categorías de cobertura por debajo del 25% viene determinado por el hecho apuntado por ciertos autores (por ejemplo, WILLSON, 1974, y PRODON y LEBRETON, 1981) de que las relaciones entre avifauna y estructura de la vegetación no son lineales, siendo muy importante la presencia de un estrato a pesar de que tenga una escasa cobertura.

Debido a que cada muestra de la mayoría de las especies incluye a más de un individuo (rango: 1-100), se ha optado por dar para cada especie la media ponderada de cada variable (véase Apéndice), siguiendo el procedimiento empleado por otros autores (por ejemplo, SABO, 1980, y MAURER *et al.*, 1981). A estos datos se les aplicó el análisis de las componentes principales (PCA; NIE *et al.*, 1975; BHATTACHARYYA, 1981) en la versión del método centroide (CALVO, 1982). Con el propósito de simplificar en mayor medida la solución factorial inicial, se han rotado los factores segundo y tercero por el procedimiento Varimax (CALVO, 1982). Los cálculos multivariantes se han efectuado con los programas en lenguaje BASIC, ACPC, ACPCFS y VARIMAX (Luis M. Carrascal, inédito). La matriz inicial (véase Apéndice) se analizó previa transformación logarítmica de las variables $x' = \log(x+1)$ y estandarización de éstas a $\bar{x}=0$ y $\sigma=1$. Tan sólo se han considerado aquellos factores con autovalores mayores que 1.

Debido a que el análisis efectuado con las medias ponderadas de cada especie en las diez variables no informa de la variabilidad de la respuesta de las aves al distribuirse en los gradientes generados por el PCA, se ha obtenido la situación de todas las muestras de cada especie en los dos primeros factores (79,3% de la varianza; véase tabla I), utilizando la matriz

de los factor-scores de las variables (coeficientes de regresión de cada variable en cada factor) previa transformación logarítmica y estandarización de los datos (véase ROTENBERRY y WIENS, 1981, para la descripción de la metodología y aplicaciones de este análisis).

Teniendo en cuenta el rango de variación de la situación de las muestras en cada factor, se ha dividido cada componente en cinco sectores de igual amplitud en los cuales se han distribuido los individuos de cada especie según la inclusión de sus muestras en estos sectores (véase ROTENBERRY y WIENS, 1980, para el empleo del mismo procedimiento).

La amplitud de distribución de las especies en cada factor se ha medido mediante el antilogaritmo del índice de diversidad de Shannon-Wiener: $\exp H'$, donde $H' = -\sum p_i \cdot \ln p_i$ y p_i es la proporción de la especie en el sector i (véase HILL, 1973, y ALATALO y ALATALO, 1977).

Los solapamientos interespecíficos dentro de los factores se han calculado mediante el índice de similitud de porcentajes (RENKONEN, 1938).

En el análisis de la estructura de las subcomunidades que explotan los barbechos y arados, los prados y las zonas con setos se han empleado los siguientes parámetros.

- Riqueza: número de especies en 100 individuos (S_{100}). Obteniendo mediante las curvas de rarefacción (JAMES y RATHBUN, 1981).
- Equitabilidad (J): $\{(1/\sum p_i) - 1\} / \{\exp H' - 1\}$, donde p_i es la proporción de la especie i en la subcomunidad y $\exp H'$ el antilogaritmo de la diversidad de especies en ésta (ALATALO y ALATALO, 1980).
- Diversidad (H'_{cor}): diversidad corregida para evitar el efecto del distinto tamaño muestral (JARVINEN y VAISANEN, 1977).

$$H'_{\text{Cor}} = H' + (S-1)/(2 N)$$

donde S es el número de especies en la muestra de N individuos.

Por último, hay que destacar que los datos referentes a las subcomunidades incluyen a todas las aves observadas independientemente de la distancia a la que fueron vistas por primera vez (en todas las ocasiones inferior a 100 m.). Aunque este procedimiento sesga los datos referentes a la composición de las asociaciones interespecíficas (véase, por ejemplo, TELLERIA, 1978) debido a la diferente detectabilidad de las especies, los resultados de riqueza, equitabilidad y diversidad proporcionan las mismas tendencias que los obtenidos con otros métodos de censo más apropiados (por ejemplo, taxiado; véase MUÑOZ, 1985, y TELLERIA y SANTOS, 1985, para un análisis de este aspecto en áreas agrícolas).

RESULTADOS

Factores estructurales determinantes de la distribución de las especies.

Asociación interespecíficas en las preferencias de hábitat.

Con los datos presentados en el Apéndice se ha efectuado el análisis de las componentes principales. Se han encontrado tres factores "significativos" que en conjunto, explican el 89,9% de la varianza (tabla 5-1).

El primero de ellos (PC1) define un gradiente de "complejidad estructural" que va desde las zonas en barbecho o aradas (valores negativos), a los lugares que presentan setos arbolados y/o arbustivos (valores positivos). Este carácter de gradiente de complejidad estructural viene apoyado por la alta correlación existente entre la situación de las especies en este factor, y la diversidad de estratos (herbáceo, arbustivo, subarbóreo y arbó-

reo) del espacio medio ocupado por éstas en la campiña (véase figura 1 y e^{H'} en el Apéndice). Atendiendo a la situación de las especies en el espacio definido por PC1 y e^{H'} (figura 1), se han distinguido tres grupos teniendo en cuenta la complejidad de la estructura de la vegetación de las zonas que ocupan. GIII incluye a las aves que seleccionan aquellas áreas con todos los estratos de la vegetación bien representados (lugares con predominio de setos desarrollados de porte arbóreo o arbustivo). Agrupa a Certhia brachydactyla, Parus caeruleus, Pyrrhula pyrrhula y Cettia cetti. GII lo constituyen aquellas especies que ocupan preferentemente zonas de complejidad estructural media (lugares con setos arbustivos o arbóreos poco desarrollados con dominio de prados y huertos). En este grupo se incluyen Prunella modularis, Phylloscopus collybita, Regulus ignicapillus, Sylvia atricapilla, Erithacus rubecula, Turdus merula, Parus major y Troglodytes troglodytes. Por último, GI reúne a las aves que ocupan terrenos despejados sin arbustos y árboles, o con muy pocos (véase Apéndice).

El segundo factor (PC2) define un gradiente de "uso del suelo-actividades agrícolas", ya que opone la presencia en zonas aradas o en barbecho (valores negativos) a la ocupación de prados (valores positivos). Los lugares con dominio de arbustos cubriendo el suelo ocupan posiciones intermedias en este factor. Este factor segrega netamente a las especies de GI. Así, Gallinago gallinago, Turdus iliacus, Phoenicurus ochruros, Turdus philomelos, Anthus pratensis, Acanthis cannabina y Vanellus vanellus son las aves que mayor preferencia muestran por los prados, mientras que Passer domesticus y Emberiza cirrus son las que en mayor medida seleccionan los cultivos y/o barbechos (figura 5-2).

Por último PC3 segrega a las especies del grupo GIII atendiendo a la

estructura de los setos, ya que distingue los de porte arbustivo (valores negativos) de los que tienen un predominio de árboles maduros (troncos con más de 30 cm. de diámetro; extremo positivo). Este factor parece definir un gradiente pseudosucesional dentro de las áreas no sometidas a explotación agrícola. Cettia cetti destaca por ser el pájaro que requiere zonas con mayor desarrollo de arbustos, mientras que Certhia brachydactyla prefiere lugares con predominio de árboles con troncos gruesos. También actúa separando a ciertas especies de GII y GI atendiendo al desarrollo del estrato arbustivo en las zonas en que habitan (especialmente Phoenicurus ochruros, Sylvia atricapilla, Erithacus rubecula y Saxicola torquata).

En la figura 2 pueden observarse las asociaciones interespecíficas en las preferencias de hábitat. Destaca el hecho de que las zonas de baja complejidad estructural con predominio de prados (altos valores negativos en PCI y positivos en PC2) acojan a más especies que los lugares con mayor complejidad y volumen de la vegetación. Por otro lado, las aves mayoritaria o estrictamente invernantes en las campiñas (Vanellus vanellus, Gallinago gallinago, Alauda arvensis, Anthus pratensis y Turdus iliacus; ELOSEGUI, 1980; GALARZA, 1982; CARRASCAL, 1986 a , y FERNANDEZ y GALARZA, 1986; para composición de la comunidad reproductora) seleccionan las zonas estructuralmente más simples, con predominio de prados, no incidiendo en los setos.

Distribución de las especies en los gradientes estructurales definidos por PC1 y PC2. Amplitud de distribución

Considerando la importancia de los factores PC1 y PC2 como descriptores de gradientes estructurales con sentido biológico, se ha obtenido la distribución de los individuos observados para todas las especies en los cinco

intervalos en que se ha dividido a estas componentes (véase Métodos y figura 5-3). Esto no se ha realizado con PC3 debido a la escasez numérica de las especies sobre las que actúa.

Dentro del gradiente de complejidad estructural (PC1; figura 5-1), se aprecia cómo las aves inciden mayoritariamente en las zonas más simples (sector I; prados, tierra arada y barbechos), empleando muy escasamente los lugares más complejos y de mayor volumen de la vegetación (sectores IV y V; setos). Atendiendo a la distribución de las aves en el gradiente "uso agrícola del suelo" (PC2), se observa que las especies ocupan mayoritariamente los prados (sector V):

En la figura 5-4 se ilustra la distribución de los efectivos de las especies, con más de 6 muestras y 10 individuos censados, en PC1. Aunque no se representa, otro tanto se ha hecho para PC2.

En la tabla 5-2 se muestran las amplitudes de distribución de las especies en PC1 y PC2. Atendiendo a la complejidad estructural del medio (PC1), Turdus merula y Troglodytes troglodytes son las más versátiles en su distribución, mientras que Acanthis cannabina y Alauda arvensis presentan menores valores de este parámetro. Respecto al uso agrícola del suelo (PC2), Gallinago gallinago es la especie más restringida en su distribución y Fringilla coelebs, la más versátil.

Teniendo en cuenta que PC1 y PC2 son ortogonales, y por tanto independientes, el producto de las amplitudes en cada una de estas dos dimensiones da una medida de la amplitud de distribución en las campiñas (véase CODY, 1974; MAY, 1975, y PIANKA, 1975, y T en tabla 5-2). Gallinago gallinago, Acanthis cannabina, Anthus pratensis y Alauda arvensis son las más restrin-

gidas en su distribución, mientras que Parus caeruleus, Fringilla coelebs, Turdus merula, Erithacus rubecula y Troglodytes troglodytes son las más extendidas al ocupar los distintos sectores estructurales de las campiñas.

La teoría clásica del nicho multidimensional (HUTCHINSON, 1957) predice que grandes amplitudes o solapamientos en una dimensión se relacionan con bajos valores de estos parámetros en otra dimensión (complementariedad entre los ejes del nicho"; SCHOENER, 1974; MAY, 1975; PIANKA, 1975). Para analizar este hecho, se ha seguido el procedimiento empleado por ROTENBERRY y WIENS (1980) dentro de un espacio multivariante, pero empleando valores de amplitud en vez de solapamiento. Tras haber correlacionado los valores de amplitud que toman las especies en los dos primeros factores del PCA, no se ha encontrado ni complementariedad ni "suplementariedad" (CODY, 1974) entre ambas dimensiones ($r=0,187, n=18, p>0,1$).

Con el fin de conocer la relación existente entre dominancia y amplitud (véase McNAUGHTON y WOLF, 1970) se ha correlacionado el porcentaje de cada especie dentro del total de individuos muestreados con su amplitud total (T de la tabla 5-2). La distribución de las aves en las campiñas no parece ajustarse al modelo de McNAUGHTON y WOLF (1970), según el cual, a mayor amplitud, mayor dominancia, ya que ambas variables no están correlacionadas significativamente y se alejan del patrón de relación directa ($r=-0,433, n=18, p>0,05$).

Solapamiento interespecífico en las preferencias de hábitat.

Contribución de los factores a la segregación.

Con el propósito de conocer cuál de los dos primeros factores del PCA segrega en mayor medida a las aves en su selección de hábitat, se han sola-

pado las 18 especies consideradas en el análisis anterior en PC1 y PC2 (153 valores de solapamiento en cada componente). El solapamiento medio en PC1 ($\bar{x}=0,578$) es menor que el que se da en PC2 ($\bar{x}=0,675$), siendo esta diferencia estadísticamente significativa (test de la t efectuado con los valores de solapamiento transformados mediante la función $x'=\log(x+1)$; $p \leq 0,001$). Teniendo en cuenta la contribución de cada componente a la segregación ($1 - \text{solapamiento medio}$), se obtiene que PC1 es responsable del 56,5% de separación interespecífica y PC2 del 43,5% restante (contribución de PC1: 0,422; contribución de PC2: 0,325; contribución total: 0,747) (véase HERRERA, 1980, para un análisis similar). Estos hechos indican que aunque el "gradiente de complejidad estructural" es el factor que más varianza explica de la variabilidad observada en la distribución de las especies en las campiñas, y asimismo la componente que en mayor medida segrega a las especies, el "factor uso agrícola del suelo" también desempeña un importante papel en la segregación interespecífica a nivel de selección de hábitat, a pesar del menor porcentaje de varianza que explica (3,8 veces menos que PC1; véase tabla 5-1).

Las especies estrictamente invernantes en las campiñas (véase apartado 1 de Resultados) muestran un fuerte solapamiento entre sí ($\bar{x}=0,843$ en PC1 y $\bar{x}=0,800$ en PC2), mayor que el que se produce entre las aves que, con distinto grado de variación estacional en sus efectivos (véase GALARZA, 1982, y CARRASCAL, 1986a), crían en las campiñas ($\bar{x}=0,573$ en PC1 y $\bar{x}=0,657$ en PC2), siendo esta diferencia significativa (test de la t con los datos transformados mediante la función $x'=\log(x+1)$; $p \leq 0,01$ en las dos pruebas). Asimismo, el solapamiento entre las especies estrictamente invernantes es mayor que el que se produce entre éstas y las presentes durante todo el año en

las campañas ($\bar{x}=0,544$ en PC1 y $\bar{x}=0,677$ en PC2), siendo esta diferencia significativa (test de la t con los datos transformados; $p < 0,01$ en los dos test).

Teniendo en cuenta que la competencia interespecífica ha de producirse fundamentalmente entre especies morfológica y biométricamente muy semejantes (véase revisión de WIENS, 1982), se ha analizado el posible papel de la competencia como mecanismo determinante de la distribución de las especies más similares dentro de la comunidad (véase la tabla 5-3 para los pares de especies considerados). Para ello se ha simulado, mediante ordenador, 1.000 valores elementales de solapamiento en una dimensión de cinco categorías (mismo número en que se ha dividido el rango de variación de PC1 y PC2). Estos valores de solapamiento se han corregido teniendo en cuenta el espectro de uso global de hábitats en los de los dos factores (véase figura 5-3). Comparando los valores de solapamiento observados para cada par de especies con la media de los simulados (véase tabla 5-3), se obtiene que no existen diferencias significativas (test de la t para comparar un dato con una serie de datos; $p > 0,05$ en las 12 pruebas efectuadas; véase ALATALO y ALATALO, 1979; POYSA, 1983, y WAITE, 1984, para un análisis similar). Esto es, las especies morfológica y biométricamente más similares dentro de la ornitocenosis no muestran distribuciones tendentes a disminuir el solapamiento interespecífico en la selección de hábitat.

Estructura de las subcomunidades más destacadas en relación con la estructura de la vegetación.

Con el propósito de analizar la estructura de las asociaciones específicas (subcomunidades) en zonas aradas y en barbecho, prados y lugares con predominio de setos, se han reunido los datos de todas las especies dentro

de ciertos sectores del espacio definido por PC1 y PC2 (véase figura 5-5). En cada uno de éstos han calculado los parámetros de la tabla 5-4.

Las especies estrictamente invernantes tienen mayor importancia relativa (%I) en los prados que en los setos y zonas aradas o en barbecho, siendo los lugares con setos el hábitat que menor proporción de estas aves mantiene. Respecto a las aves preferentemente forestales (Regulus ignicapillus, Parus caeruleus, Parus major y Certhia brachydactyla), los setos acogen la mayor proporción (%F) de estas especies, aunque no obstante suponen una escasa fracción del total de la subcomunidad que los utiliza. El resto de la asociación está constituida por especies de zonas arbustivas o que, dentro del conjunto de los medios del País Vasco atlántico, prefieren las campiñas (véase TELLERIA, 1983a, y CARRASCAL, 1986a).

La riqueza de especies (S_{100}) toma el mayor valor en los setos y el menor en las zonas de cultivo desprovistas de vegetación. Otro tanto se obtiene al analizar la diversidad (H'_{cor}) de cada subcomunidad. La equitabilidad es, sin embargo, menor en las zonas aradas y en barbecho y mayor en los prados (J; tabla 5-4).

Debido a que estas medidas sintéticas de la estructura de la ornitocenosis pueden oscurecer las distribuciones de abundancia de las especies, se han construido las curvas de dominancia-diversidad de las tres subcomunidades (véase MAY, 1981). En general, las tres asociaciones específicas presentan distribuciones cuyas tendencias siguen el modelo geométrico (figura 5-6), de manera similar a lo encontrado por MOLLER (1984) para áreas agrícolas en centro Europa. No obstante, la ornitocenosis asociada a los setos muestra una tendencia a la lognormalidad. La subcomunidad que emplea las zonas de

cultivo (aradas o en barbecho; C) muestra un reparto menos uniforme de los efectivos de las especies que la que utiliza los prados (PR), y ésta menor que la que habita los lugares con setos (S), como puede comprobarse al analizar las pendientes de las curvas. Esto es, la ornitocenosis ligada a los arados y barbechos está compuesta por pocas especies con elevadas dominancias, mientras que, por el contrario, en los lugares con vegetación arbustiva y/o arbórea la distribución de abundancias es más equitativa, existiendo más especies con dominancias intermedias.

Relación entre la distribución de las especies a nivel local y regional.

Con el fin de conocer si existe relación entre la distribución de las aves a nivel regional (datos de TELLERIA y SANTOS, 1985) y las preferencias de hábitat a nivel local (este trabajo), se ha correlacionado la situación de las especies comunes a ambos estudios en el factor estructural regional (campiñas arboladas-cultivos de secano; F2) de TELLERIA y SANTOS (1985) con su posición en PC1 y PC2. Se han excluido de este análisis a Cettia cetti y Phoenicurus ochruros por estar pobremente representadas o presentar unas preferencias de hábitat muy particulares a nivel regional.

La situación de las especies en el "gradiente de complejidad estructural" local (PC1) está significativamente correlacionado con la distribución de las aves a nivel regional (F2; $r=0,703$, $n=23$, $p<0,01$; véase figura 5-7). Por el contrario, el gradiente "uso agrícola del suelo" (PC2) no está correlacionado significativamente con el factor estructural regional (F2; $r=0,275$, $n=23$, $p>0,1$). En conjunto, la posición de las especies en PC1 y PC2 explica en buena medida la distribución de las especies a nivel regional (análisis

de correlación múltiple entre F2 y PC1 y PC2; $r^2=0.507$, $n=23$, 3 variables, $p<0,01$).

DISCUSION

Las teorías competitivas predicen una separación regular de las especies a lo largo de los ejes del nicho cuando los recursos son limitantes (overdispersion of niches de SCHOENER, 1974). Este fenómeno suele venir acompañado por la complementariedad entre las dimensiones del nicho (SCHOENER, 1974; MAY, 1975, y PIANKA, 1975), de manera que las especies muy solapadas en una dimensión están bien segregadas en otra. Los resultados aportados en este trabajo no confirman estas ideas debido a que existen fuertes solapamientos entre las aves en su selección de hábitat. Además, las componentes más importantes determinantes del nicho espacial (PC1 y PC2 de la tabla 1) no son complementarias. Analizando más en detalle las relaciones interespecíficas a nivel de pares de especies congénéricas o morfológicamente muy similares, no se encuentra que las aves estén más separadas de lo que cabría esperar por azar.

Por otro lado, la ausencia de relación entre la amplitud y la dominancia está en contradicción con las predicciones de McNAUGHTON y WOLF (1970) y los resultados proporcionados por otros autores (por ejemplo, HAILA *et al.*, 1980; ALATALO, 1981 ; VANDER WALL y McMAHON, 1984). Esto indica que la abundancia de las aves en la campiña no viene determinada por la amplitud de empleo de recursos (en esta ocasión hábitats), y que, por lo tanto, cada especie ajusta su abundancia dentro de la ornitocenosis independientemente de las demás.

El hecho de que las especies estrictamente invernantes se solapen entre

sí en mayor medida de lo que hacen con las residentes, y que este solapamiento sea mayor que el que se produce entre ambos grupos de aves, indica que la fracción de la comunidad estrictamente invernante muestra unas estrategias de uso del espacio muy similares, ocupando hábitats estructuralmente muy simples y poco empleados por la constante de la ornitocenosis. Este patrón de organización de la comunidad debe estar relacionado con una estacionalidad productiva del medio no limitante para las aves durante el invierno y con hechos que se produzcan en otros períodos del ciclo anual como han indicado varios autores (HERRERA, 1978, 1981; RABENOLD, 1978, 1979; ALERSTAM y ENCKELL, 1979; ARROYO y TELLERIA, 1984, y MUÑOZ, 1985, entre otros).

Sin embargo, la ocupación de las campiñas por las aves invernantes es variable y no parece rastrear las condiciones de disponibilidad de alimento en el tiempo, tal y como ha indicado FOLSE (1982) (véase, no obstante, GRZYBOWSKI, 1982, y JORDANO, 1985). Esto se deduce de los cambios de abundancia de ciertas especies antes y después del temporal frío de enero de 1985; así Vanellus vanellus pasó de 0 aves/hora de muestreo a 21,3; Gallinago gallinago, de 0 a 3,5, y Turdus iliacus, de 0,2 a 15,6 (6,75 y 11,58 horas de muestreo antes y después del temporal frío respectivamente en las localidades a, b, f). Este hecho debe guardar relación con las condiciones ambientales que ocurren fuera de los límites de la comunidad (en el sentido de HERRERA, 1981), muy posiblemente como consecuencia de fugas de tempero (BERNIS, 1966) de localidades más norteñas. Esto determina que la ocupación de las campiñas en esta zona eurosiberiana de la Península Ibérica sea un fenómeno impredecible, lo que plantea que la ornitocenosis no está saturada (en especies y número de individuos) ni en equilibrio con los recursos del medio, como ha indicado WIENS (1974, 1977, 1984) para ambientes muy variables.

Todos estos hechos indican que las campiñas del País Vasco atlántico son ocupadas durante el invierno por especies oportunistas que explotan un ambiente cambiante y que no parecen organizarse en ornitocenosis, en donde las relaciones interespecíficas desempeñan un papel importante en su estructuración. El exceso productivo no aprovechado de los cultivos y barbechos, unido a una continuada productividad de los prados debido a una prolongada actividad vegetativa (LAUTENSACH, 1967), y la impredecibilidad de las condiciones meteorológicas, fuera y dentro de la zona, debe impedir que la ornitocenosis se sature y esté en equilibrio con los recursos. Esto debe permitir la coexistencia de especies ecológicamente muy similares que pueden solaparse ampliamente en los gradientes ambientales estructurales. Este resultado coincide con lo encontrado por otros autores para avifaunas invernantes en áreas agrícolas europeas (JABLONSKI, 1972; MURTON y WESTWOOD, 1974; ARROYO y TELLERIA, 1984; véase, no obstante, MOLLER, 1984), y para distintas comunidades reproductoras (por ejemplo, WIENS y ROTENBERRY, 1981; COLLINS et al., 1982; POYSA, 1983; JAMES y BOECKLEN, 1984; TELLERIA y POTTI, 1984), situando a esta ornitocenosis hacia el extremo de las "asociaciones de especies no en equilibrio" dentro del gradiente de estructuración de taxocenosis propuesto por WIENS (1984).

Al igual que se ha encontrado en otras comunidades mediante la aplicación de técnicas multivariantes (por ejemplo, MAURER et al., 1981; PRODON y LEBRETON, 1981; COLLINS et al., 1982; OSBORNE, 1984), este trabajo pone de manifiesto la importancia de los gradientes de complejidad estructural (PC1 y PC3 de la tabla 5-1) en la determinación del nicho espacial de las especies y organización de las ornitocenosis. Así, la riqueza y diversidad de las tres subcomunidades distinguidas guarda una relación directa con el incre-

mento del volumen del follaje y complejidad de la estructura de la vegetación, del mismo modo que han reconocido otros autores (MACARTHUR y MACARTHUR, 1961; KARR, 1968; BLONDEL et al., 1973; WILLSON, 1974; NILSSON, 1979; LANYON, 1981; BILCKE, 1982; MOLLER, 1984, y VANDER WALL y MACMAHON, 1984, entre otros). Además de estos factores, el hombre ha intervenido a través de las actividades agropecuarias creando una nueva dimensión (uso agrícola del suelo, PC2) que contribuye a definir el hipervolumen (CAREY, 1981) utilizado por la ornitocenosis y que tiene gran importancia segregando a las especies.

HOLMES (1981) discute la importancia que tiene el conocimiento de las estrategias del uso del espacio a nivel local en la comprensión de las respuestas de las aves a gradientes ambientales amplios (por ejemplo, a nivel regional). En apoyo a esta idea, NOON et al. (1980), encuentran una gran constancia en la selección de hábitat a nivel geográfico (véase, sin embargo, COLLINS, 1983) y ALATALO (1981a) pocos cambios interanuales. Los resultados aportados en este trabajo apoyan estas ideas, ya que las preferencias de hábitat en las áreas agrícolas a nivel local explican en buena medida el patrón general de ocupación de los medios agropecuarios a una escala geográfica más amplia (sector central del norte de la Península Ibérica; TELLERIA y SANTOS, 1985). El hecho de que el factor "complejidad de la estructura de la vegetación" sea el que en mayor medida predice la distribución de las especies a nivel regional, pone de manifiesto una vez más la gran importancia de esta dimensión en la determinación de la distribución de las aves. Por otro lado, la relación entre distribución local y regional corrobora la idea de que "los procesos locales son realmente el origen de los globales, ya que estos últimos resultan simplemente del solapamiento

y la combinación multiplicativa de las respuestas adaptativas a las condiciones locales" (tomando de HERRERA, 1981; véase, no obstante, WIENS y ROTENBERRY, 1981, y WIENS, 1984). Esto explica además el estrecho paralelismo entre los resultados de la estructura de las ornitocenosis (riqueza y diversidad) a nivel local (este estudio) y regional (TELLERIA y SANTOS, 1985).

CONCLUSIONES

Teniendo en cuenta los resultados aportados en este trabajo y en TELLERIA y SANTOS (1985; fuertes relaciones entre abundancia de las especies y factores ambientales), puede decirse que la composición y estructura de las comunidades de aves que habitan durante el invierno las áreas agrícolas del norte de la Península Ibérica es el resultado de las respuestas particulares de cada especie a los gradientes ambientales, en donde las relaciones interespecíficas a nivel competitivo no desempeñan un papel importante (ajuste a la "hipótesis de gradientes" de TERBORGH, 1971, y a la "hipótesis individualista" de GLEASON, 1926 -en McNAUGHTON y WOLF, 1984- sobre organización de comunidades).

La impredecibilidad ambiental dentro y fuera del espacio ocupado por la ornitocenosis parece influir de modo decisivo en su estructuración, impidiendo que se sature en especies e individuos.

La composición y estructura de la comunidad a nivel regional viene determinada en buena medida por las preferencias de hábitat a nivel local.

	n	N	CTL	CH	CA	CAA1	CAA2	hA	hAA	hmAA	ntl	nt2	H' e
Vanellus vanellus (VV).....	14	247	12,3	83,8	0,3	0,3	0,3	0,13	0,42	0,42	0,11	0	1,08
Gallinago gallinago (GG).....	6	41	0,0	92,7	0,5	0,5	0,3	0,02	0,52	0,78	0,34	0	1,09
Alauda arvensis (AA).....	34	287	20,7	67,1	0,1	0,0	0	0,03	0,03	0,03	0,01	0	1,01
Anthus pratensis (AP).....	75	355	10,3	82,5	0,9	0,6	0,4	0,10	0,50	0,61	0,37	0,05	1,14
Motacilla alba (MA).....	14	25	17,0	71,5	0,9	0,2	0,1	0,15	0,21	0,29	0,12	0	1,11
Prunella modularis (PRM).....	11	11	1,7	76,8	11,0	5,2	8,1	0,80	4,55	6,77	7,54	0,73	2,23
Cettia cetti (CTC).....	4	4	0	28,5	66,8	3,8	12,5	1,25	4,13	7,50	14,25	0,50	2,76
Regulus ignicapillus (RI).....	5	5	17,2	63,0	8,6	6,0	9,4	0,80	4,70	6,60	14,80	0,60	2,43
Phylloscopus collybita (PHC)...	4	5	0	79,0	13,2	4,4	10,0	0,95	5,10	6,00	4,40	1,60	2,30
Saxicola torquata (SXT).....	5	7	17,6	76,1	3,4	0,4	0,4	0,79	0,50	0,57	0	0	1,27
Sylvia atricapilla (SA).....	5	6	12,7	69,7	14,1	2,5	11,5	1,07	2,17	3,33	2,53	0,33	2,38
Erithacus rubecula (ER).....	34	35	2,9	70,9	17,0	3,6	5,4	0,94	3,99	5,69	4,43	0,77	2,26
Phoenicurus ochruros (PHO).....	3	4	0	77,8	13,3	0,8	0,8	1,00	1,00	1,25	0,75	0,25	1,65
Turdus iliacus (TI).....	22	180	0,8	86,5	6,5	0,6	1,7	0,27	3,38	3,88	2,42	0,85	1,45
Turdus merula (TM).....	26	31	0,8	73,0	11,7	3,7	10,4	0,70	4,87	6,76	8,45	1,90	2,31
Turdus philomelos (TP).....	29	38	4,2	79,7	6,8	2,2	4,2	0,61	2,87	3,91	3,84	0,37	1,74
Parus major (PM).....	28	39	2,0	78,0	10,5	5,9	8,7	0,68	5,96	7,56	6,31	2,82	2,26
Parus caeruleus (PC).....	9	10	4,1	55,8	19,3	6,8	18,5	0,70	6,50	10,20	15,20	7,30	3,12
Certhia brachydactyla (CB).....	5	5	7,6	57,4	24,0	10,0	26,4	0,63	8,00	11,40	15,40	8,80	3,38
Troglodytes troglodytes (TRT)...	12	12	0	77,7	12,4	3,8	13,3	0,82	5,83	7,58	10,84	1,58	2,36
Fringilla coelebs (FC).....	41	228	23,6	66,3	3,0	1,6	2,2	0,43	3,39	3,91	1,92	0,37	1,51
Pyrrhula pyrrhula (PYP).....	4	8	0	63,0	23,8	2,3	23,3	0,95	7,69	11,13	21,63	8,00	2,88
Carduelis carduelis (CAR).....	18	48	8,4	73,3	2,3	1,6	1,8	0,25	2,73	3,51	1,94	0,52	1,40
Acanthis cannabina (ACC).....	6	84	9,7	83,4	0	0	0	0	0	0	0	0	1,00
Passer domesticus (PSD).....	19	263	74,6	17,4	1,0	0,5	0,6	0,18	0,83	0,93	0,51	0,05	1,58
Passer montanus (PSM).....	18	181	23,6	69,9	1,2	2,8	2,8	0,26	3,51	3,87	1,57	0,07	1,48
Emberiza cirrus (EMC).....	4	12	42,4	43,6	0	1,5	1,5	0	1,50	1,50	0	0	1,33

APENDICE: Valores medios de cada especie en las variables (véase el Material y Métodos para el significado de los símbolos). n: número de muestras. N: número de individuos. e^{H'}: antilogaritmo de la diversidad de cobertura de estratos (efectuado con CH, CA, CAA1 y CAA2). GI, GII, GIII: grupos de especies atendiendo a sus preferencias de hábitat.

	PC1	PC2	PC3
CTL.....	-0,434	-0,872	
CH.....		0,929	
CA.....	0,763		-0,565
CAA1.....	0,853		
CAA2.....	0,945		
hA.....	0,732		-0,521
hAA.....	0,921		
hmAA.....	0,966		
nt1.....	0,934		
nt2.....	0,797		0,443
Autovalor.....	6,277	1,653	1,060
% σ^2	62,773	16,528	10,603
Σ % σ^2	62,773	79,302	89,905

Tabla 5-1: Correlaciones entre las variables y los tres primeros factores del Análisis de las Componentes Principales. Sólo se indican las correlaciones significativas a $p < 0,05$. % σ^2 : porcentaje de varianza explicado.

	PC1	PC2	T
<i>Vanellus vanellus</i>	1,39	2,00	2,77
<i>Gallinago gallinago</i>	1,12	1,00	1,12
<i>Alauda arvensis</i>	1,02	2,49	2,55
<i>Anthus pratensis</i>	1,27	1,98	2,53
<i>Motacilla alba</i>	1,29	2,56	3,31
<i>Prunella modularis</i>	2,81	1,80	5,05
<i>Erithacus rubecula</i>	3,65	2,20	8,02
<i>Turdus merula</i>	4,32	1,86	8,03
<i>Turdus iliacus</i>	1,97	1,11	2,19
<i>Turdus philomelos</i>	2,96	1,72	5,10
<i>Parus caeruleus</i>	3,60	2,57	9,24
<i>Parus major</i>	3,71	1,98	7,34
<i>Troglodytes troglodytes</i>	4,01	1,99	8,00
<i>Fringilla coelebs</i>	2,46	3,32	8,17
<i>Carduelis carduelis</i>	2,18	1,99	4,33
<i>Acanthis cannabina</i>	1,00	1,29	1,29
<i>Passer domesticus</i>	1,90	1,85	3,50
<i>Passer montanus</i>	2,19	1,86	4,08

Tabla 5-2: Valores de amplitud de distribución de las especies en PC1 y PC2. Véase Métodos. T: producto de los valores de cada especie en PC1 y PC2.

		PC1	PC2
T. merula-T. philomelos.....		0,748 ns	0,710 ns
T. merula-T. iliacus.....		0,599 ns	0,842 ns
T. philomelos-T. iliacus.....		0,767 ns	0,843 ns
P. caeruleus-P. major.....		0,711 ns	0,643 ns
C. carduelis-A. cannabina.....		0,708 ns	0,842 ns
P. montanus-P. domesticus.....		0,545 ns	0,419 ns
Azar		\bar{x} 0,753	0,711
		σ 0,182	0,183

Tabla 5-3: Valores de solapamiento en pares de especies morfológicamente muy similares sobre los factores PC1 y PC2, y resultados de los tests de la t efectuados para comparar el solapamiento observado con el esperado por azar (modelo neutro).

	S	PR	C
N.....	129	1144	385
%I.....	1,6	70,6	24,7
%F.....	15,6	0,9	0,3
S ₁₀₀	16,8	13,7	6,8
J.....	0,69	0,73	0,60
H' _{cor}	2,56	2,26	1,41

Tabla 5-4: Parámetros de las subcomunidades asociadas a las zonas de setos (S), prados (PR) y lugares arados y/o en barbecho (C). N: número de individuos. %I: porcentaje de invernantes estrictos. %F: porcentaje de aves mayoritariamente forestales. S₁₀₀: número de especies en 100 individuos. J: equitabilidad. H'_{cor}: diversidad (corregida).

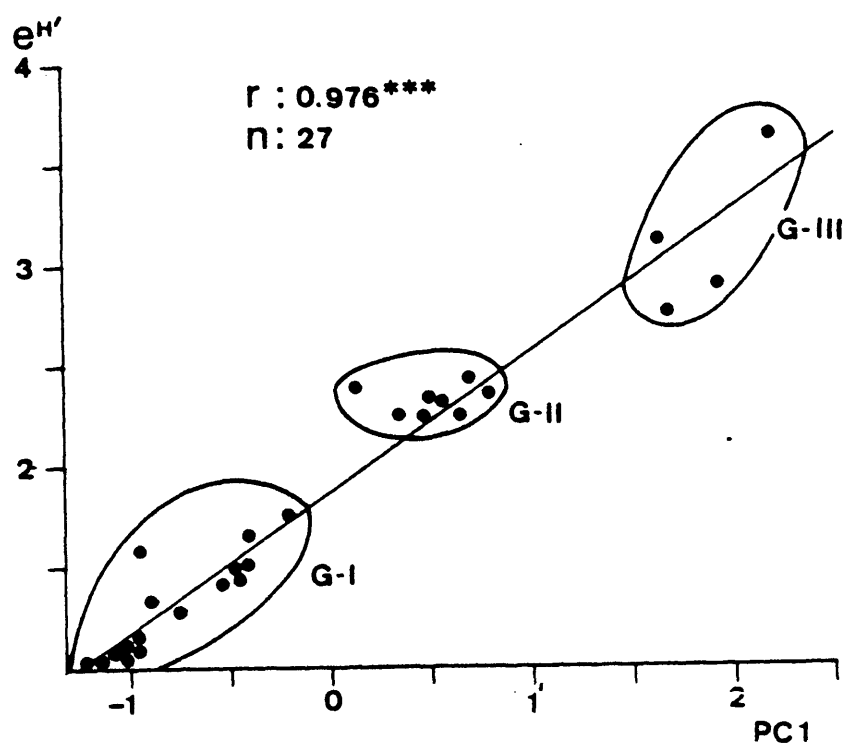


Figura 5-1: Relación entre la situación de las especies en PC1 y la diversidad de estratos de la vegetación ($e^{H'}$) del hábitat de cada especie. GI, GII, GIII: grupos de especies atendiendo a la complejidad de la estructura de la vegetación.

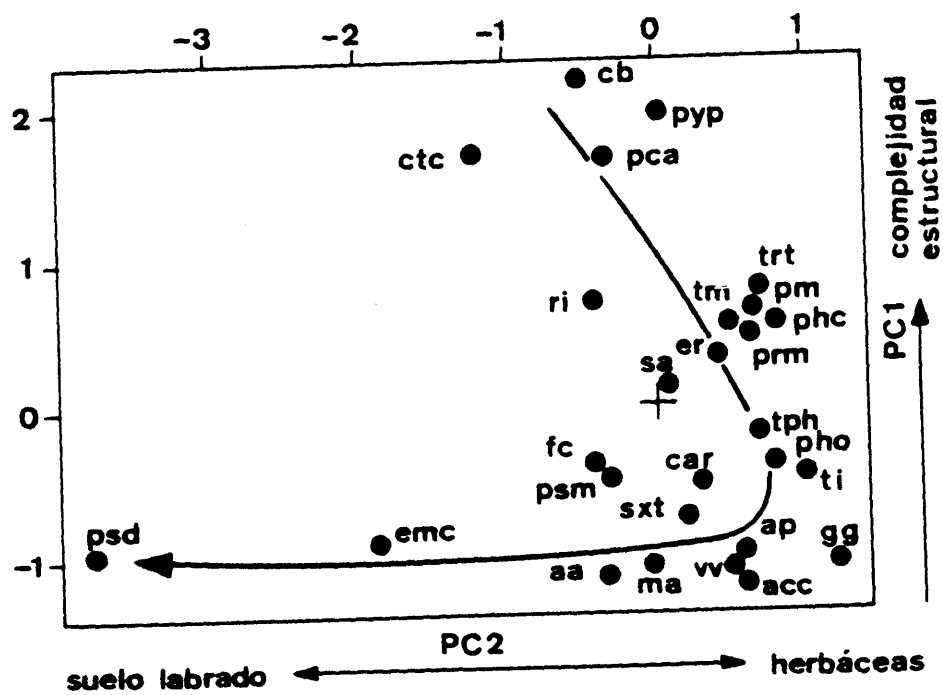


Figura 5-2: Situación media de las especies en el espacio definido por PC1 y PC2. La flecha indica un gradiente global de complejidad de la estructura de la vegetación. Ver el Apéndice para los símbolos de las especies.

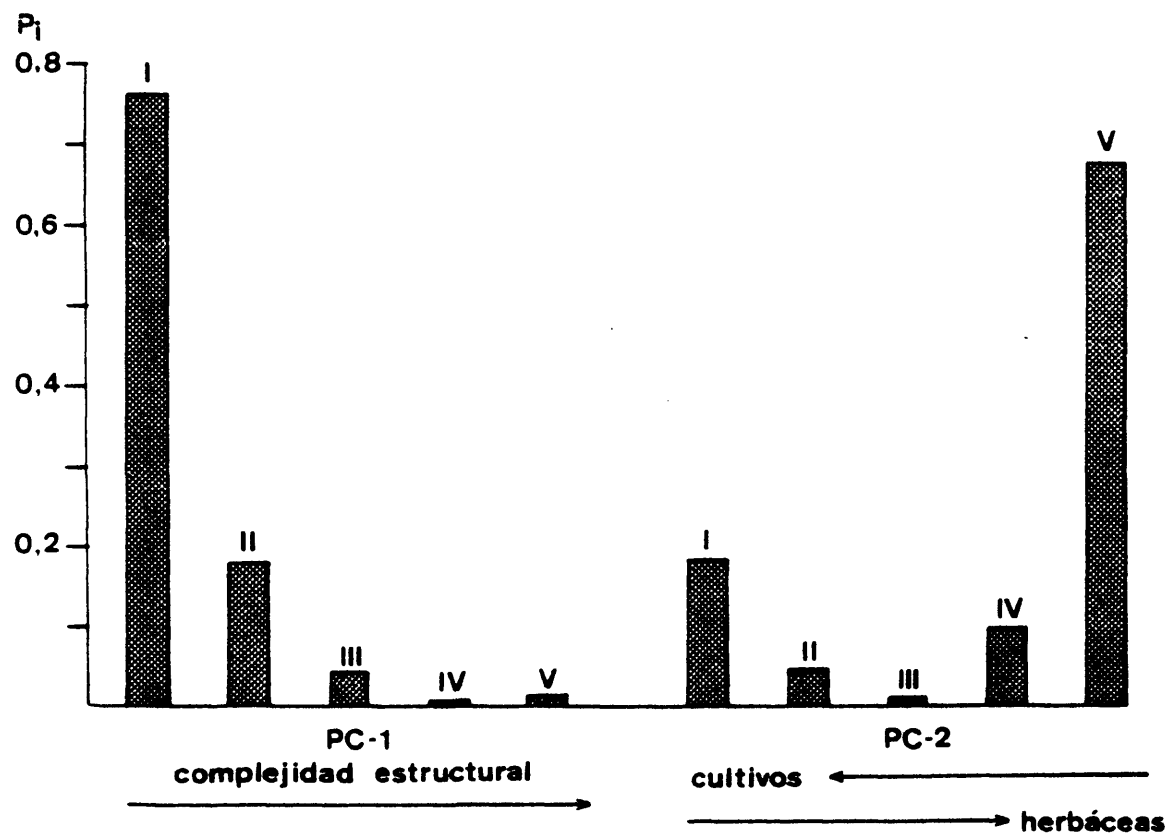


Figura 5-3: Distribución frecuencial de la abundancia de las aves en PC1 y PC2. Ver Métodos.

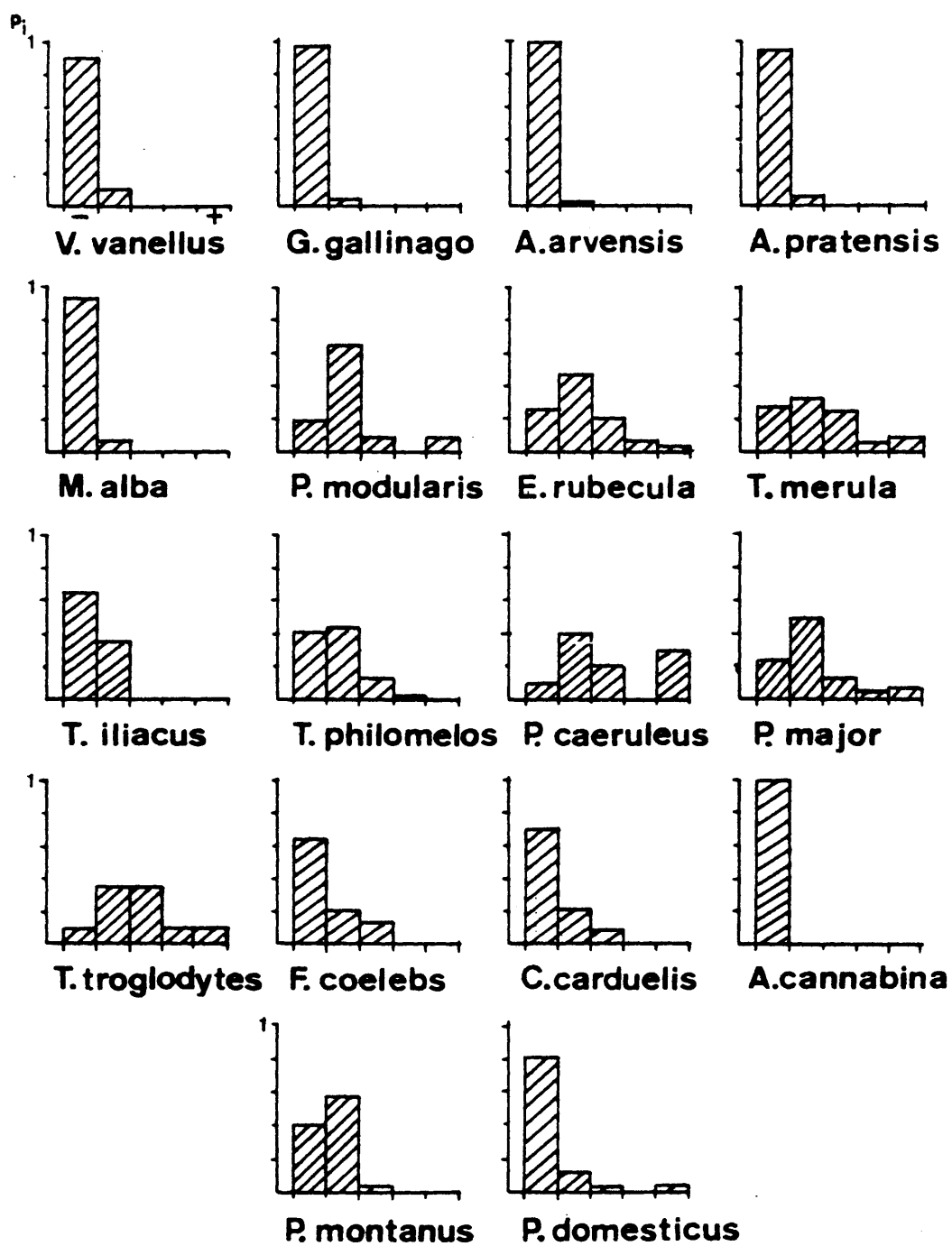


Figura 5-4: Distribución frecuencial de las especies numerosas en cinco sectores de PC1.

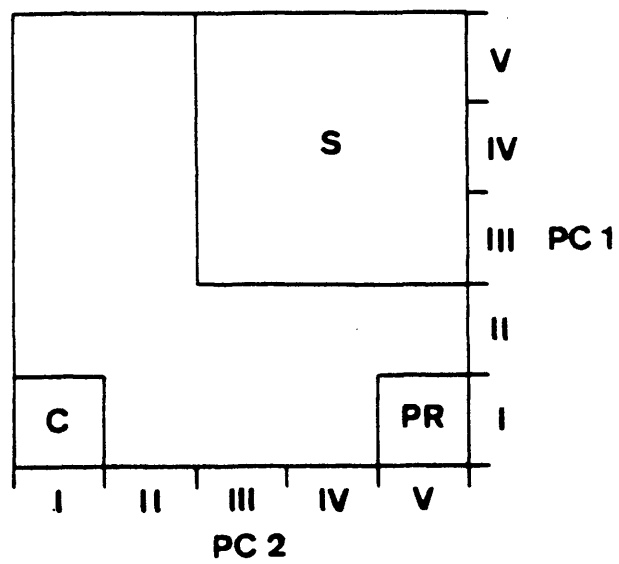


Figura 5-5: Sectores del plano PC1xPC2 empleados en el análisis de las subcomunidades. S: zonas con setos. PR: prados. C: lugares arados y/o en barbecho.

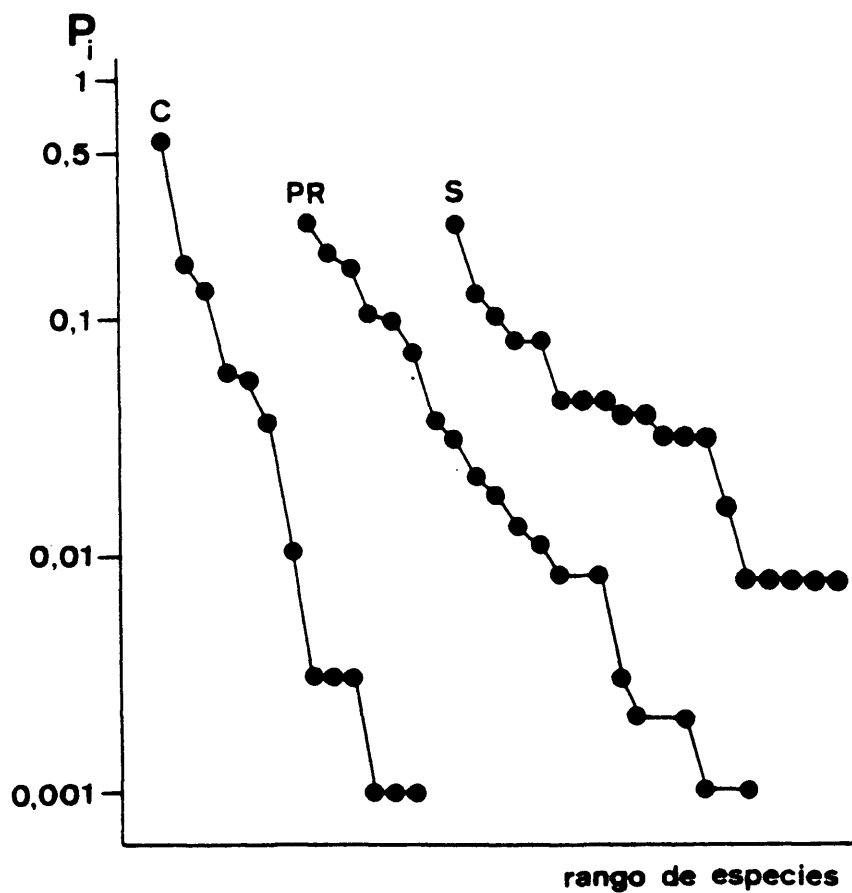


Figura 5-6: Curvas de dominancia-diversidad de las subcomunidades ligadas a los lugares arados y/o en barbecho (C), prados (PR) y zonas con setos (S).

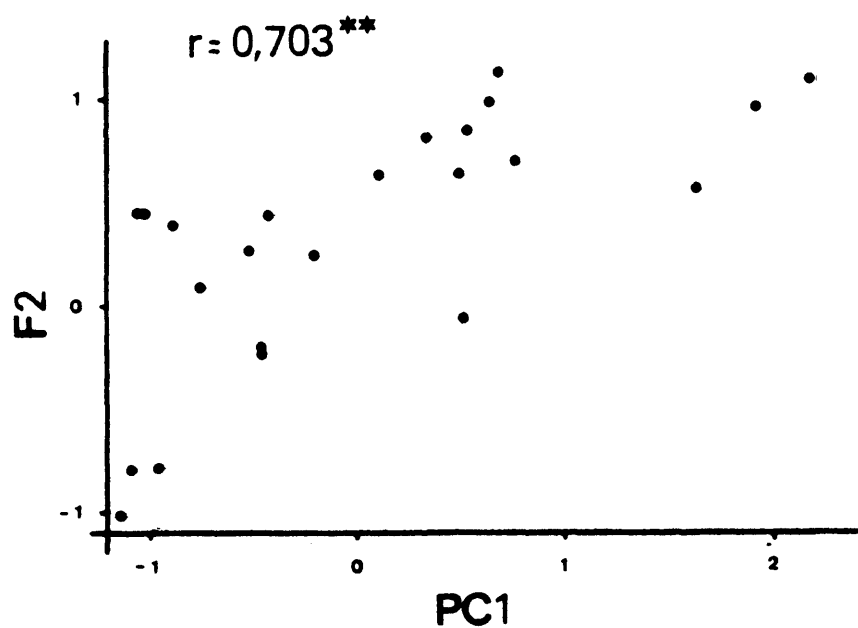


Figura 5-7: Correlación entre la situación de 23 especies en el factor estructural de TELLERIA Y SANTOS (1985) y la posición en PC1.

CAPITULO 6

ESTUDIO MULTIDIMENSIONAL DEL USO DEL ESPACIO EN UN GRUPO DE AVES
INSECTIVORAS FORESTALES DURANTE EL INVIERNO

INTRODUCCION

En latitudes templadas el invierno es la estación con temperaturas más frías, menor duración del día y menor tasa de renovación de insectos. Esto trae consigo que las aves insectívoras forestales dediquen la mayoría de su tiempo de actividad diurna a la búsqueda de alimento (más de un 75%; véase GIBB, 1960, y MORSE, 1980). Ello ha permitido sugerir a numerosos autores que las poblaciones de aves están limitadas, desde un punto de vista trófico, durante el invierno (véase, por ejemplo, LACK, 1966; FRETWELL, 1972, y SLAGSVOLD, 1975).

En la mayoría de los estudios invernales que hacen referencia a paseriformes europeos (ROLANDO, 1981; ALATALO, 1982a, y referencias allí dadas, ROLANDO, 1982, 1983; CARRASCAL, 1984b; GUITIAN, 1984; LAURENT, 1984) sólo se tratan aspectos, descriptivos o analíticos, tendentes a esclarecer la existencia de la competencia interespecífica, sin prestar demasiada atención al concepto multidimensional del nicho (HUTCHINSON, 1957; véase, no obstante, la aproximación efectuada por ALATALO, 1982b). Teniendo en cuenta los problemas derivados de trabajar con un gran cúmulo de variables dependientes en relación con el concepto de hipervolumen del nicho (véase GREEN, 1971), ciertos autores han empleado técnicas multivariantes con el fin de obtener aquellos factores estructurales y de comportamiento determinantes del nicho espacial de las aves (JAMES, 1971; CODY, 1978; DUESSER y SHUGART, 1979; HOLMES et al., 1979; SABO, 1980; SAETHER, 1982; POYSA, 1983, etc.).

El conocimiento de las tácticas del uso del espacio de las especies permite comprender sus requerimientos a la hora de ocupar los distintos hábitats dentro de un mosaico ambiental (HOLMES, 1981). Además, el estudio de las variables intrahábitat (por ejemplo, sustratos y alturas) e interhábitat del nicho (por ejemplo, especies arbóreas, estructura de la vegetación, etc.), proporciona una aproximación al concepto de ecotopo (conjunto de factores externos que afectan a las especies; véase SABO, 1980, y CAREY, 1981) que permite valorar la gestión o manejo del medio por el hombre de cara a su influencia sobre las especies (véase, por ejemplo, GRUE et al., 1981; SMITH et al., 1981; OSBORNE, 1984).

Considerando las ideas anteriormente apuntadas, este trabajo estudiará durante el invierno el uso del espacio en todas las especies de aves insectívoras forestales rebuscadoras del follaje (11 especies; el mayor estudiado hasta la fecha en Europa), que habitan el mosaico forestal del País Vasco atlántico, siguiendo una aproximación similar a la realizada por SABO (1980) y ALATALO (1982b) entre otros. A lo largo de su desarrollo analizará en detalle los siguientes aspectos:

- multidimensionalidad del nicho espacial,
- contribución diferencial de las dimensiones a la segregación interespecífica,
- posible papel de la competencia interespecífica en la determinación del uso del espacio en las especies estudiadas empleando modelos neutros de organización de la comunidad (ver, por ejemplo, PIANKA, 1981),
- influencia de la gestión forestal (tala de bosques caducifolios y repoblación con coníferas exóticas) sobre el grupo de aves analizado.

MATERIAL Y METODOS

El área de estudio se sitúa en el norte de la Península Ibérica dentro del País Vasco Atlántico. Para una descripción de las características botánicas y climatológicas de esta zona véase TELLERIA (1983a) y referencias allí dadas.

Debido a las prácticas selvícolas, las masas boscosas caducifolias autóctonas ocupan una escasa superficie, estando además muy fragmentadas. A este panorama forestal se suman las repoblaciones de Pinus radiata que confieren al paisaje un elevado grado de parcelación.

Todos los muestreos se restringieron a dos zonas con características forestales representativas de la situación actual de los bosques en el País Vasco atlántico. En el Monte Pagasarri (Bilbao; 43°13'N, 2°57'W) se estudió el uso del espacio en las especies que habitan una repoblación madura de Pinus radiata (27 años de edad) con árboles de hasta 18 m de altura, 124 pinos/Ha, y una cobertura del estrato arbustivo (Rubus spp. fundamentalmente) del 31,3%. La masa forestal estudiada se sitúa entre los 300 y 450 m.s.n.m. La otra zona se localiza en Villareal de Alava (43°0'N, 2°38'W) en un bosque mixto de haya (Fagus sylvatica; 120 pies/Ha, 14m de altura media) y roble (Quercus petraea fundamentalmente; 40 pies/Ha y 13 m de altura media), bajo el que se distribuyen pequeños árboles de la orla forestal: Ilex aquifolium (43 pies/Ha, 3 m de altura media), Crataegus monogyna (47 pies/Ha, 2,6 m de altura media) y Salix spp. (7 pies/Ha, 3 m de altura media). El suelo está cubierto en un 5% por Calluna vulgaris y Ulex spp., correspondiendo el resto a hojarasca. El hayedorobledal estudiado se sitúa entre los 575 y 625 m.s.n.m. Todos los muestreos se realizaron durante diciembre de 1983 y enero de 1984.

Las observaciones se anotaron a intervalos de 30 segundos, considerando para cada individuo en observación un máximo de 6 muestras y no más de tres por árbol (véase CARRASCAL, 1984c, y MORRISON, 1984, para un análisis de las ventajas de este sistema de toma de datos). De cada ave observada se anotó su situación en 11 sustratos (suelo, arbustos, aire, tronco, ramas de más de 10 cm de \varnothing , ramas con un \varnothing de 10-5, 5-1 cm y menos de 1 cm, acículas, piñas y nidos de procesionaria del pino Thaumetopea spp.), cinco alturas (a intervalos de cuatro metros), cuatro métodos de búsqueda del alimento en la vegetación (postura horizontal, colgante, trepando y revoloteando sobre sustrato) y cinco tipos de árboles (pino, haya, robles, acebo y arbolillos caducifolios -Crataegus y Salix-).

En total se han efectuado 38 horas de muestreo (19 en el pinar y 19 en el hayedo-robleal) que han proporcionado 1.449 muestras para las siguientes especies (entre paréntesis el número de muestrs obtenido): Regulus regulus (290), R. ignicapillus (176), Phylloscopus collybita (63), Parus ater (212), P. cristatus (105), P. palustris (88), P. caeruleus (86), P. major (121), Aegithalos caudatus (88), Sitta europaea (99) y Certhia brachydactyla (121).

En el estudio de los datos del uso del espacio se ha empleado el análisis de las componentes principales (PCA) (NIE et al., 1975; BHATTACHARYYA, 1981) mediante la aplicación del método centroide (ver CALVO, 1982). Con el fin de sintetizar y simplificar en mayor medida la solución factorial inicial, se han rotado los factores mediante el procedimiento Varimax. Tan sólo se han considerado aquellos factores de fácil comprensión y sentido claro.

El dendrograma de la figura 2 se ha construido mediante el procedimiento UPGMA (SNEATH y SOKAL, 1973) sobre la matriz de distancias euclídeas entre

las 11 especies en el hiperespacio definido por los cuatro factores del PCA considerados.

Para calcular el solapamiento entre las especies en el uso de cada dimensión se ha empleado el índice de similitud de porcentajes (PS) (RENKONEN, 1938):

$$PS = \sum \min(p_{1i}, p_{2i}) \times 100$$

donde p_{1i} y p_{2i} son los porcentajes de las especies 1 y 2 en la categoría i .

La amplitud de uso de las categorías de cada dimensión se ha medido mediante el antilogaritmo del índice de diversidad de Shannon-Wiener: $\exp H'$, donde $H' = -\sum p_i \cdot \ln p_i$ y p_i es la proporción de la especie en la categoría i (véase HILL, 1973).

Acompañando a estas técnicas se han empleado tests estadísticos que se citan en su momento en el texto (SOKAL y ROHLF, 1979).

RESULTADOS

Los datos referentes al uso del espacio por parte de cada especie se muestran en la tabla 6-I. Debido a que las variables que lo describen pueden estar muy relacionadas, se ha empleado el análisis de las componentes principales con el propósito de obtener aquellos factores estructurales y de comportamiento que determinan las estrategias de microdistribución en el medio. Teniendo en cuenta que las componentes resultantes del PCA son ortogonales y, por tanto, independientes, proporcionan una buena aproximación al conocimiento del "nicho espacial multidimensional" (ver HUTCHINSON, 1957; PIANKA, 1981, 1982). Todas las variables indicadas en la tabla 6-I

se han incluido en el PCA. Se consideran los cuatro primeros factores que en conjunto explican el 82,0% de la varianza (véase la tabla 6-II para las correlaciones entre las variables y los factores).

PC1 define la situación de las especies en el eje horizontal del árbol, ya que opone el uso de las partes proximales (tronco y ramas gruesas; T, GGB, GB) al empleo de las porciones distales (ramitas y acículas; TW,N). Asocia además la utilización de los arbustos (U) con las porciones externas de la vegetación arbórea, denotando los similares requerimientos necesarios para la explotación de estos sustratos. Este patrón de microdistribución guarda relación con los métodos o sistemas de búsqueda más característicos de cada grupo de sustratos: posturas verticales (CR)-porciones proximales, revoloteo (HOV)-partes distales y arbustos. Por último, el empleo del roble (Q) aparece ligado al uso del tronco y ramas más gruesas, indicando la mayor representación relativa de estos sustratos en este árbol.

La segunda componente(PC2) constituye un "factor selección de especies arbóreas", tipo coníferas (Pinus radiata; PR) vs. caducifolios (Fagus sylvatica, Quercus spp., Crataegus monogyna y Salix spp.; F, Q, ST), al cual se le asocia un "factor altura de uso de la vegetación" (H5 frente a H2).

PC3 caracteriza el uso de la vegetación mediante posturas no horizontales-colgantes (HG). Al igual que en PC2 se asocia con esta componente un factor de distribución en alturas (H1 y H3 frente a H4 y H5). PC4 por el contrario define la utilización de posturas de búsqueda horizontales (GL) en relación con el suelo (S). Este hecho indica que la explotación del suelo por parte de estas especies se realiza mayoritariamente por aquellas que utilizan posturas horizontales al buscar el alimento en la vegetación. En oposición a esta estrategia está la utilización del acebo (ILX).

En la figura 6-1 se ilustra la situación de las especies en el plano definido por los dos primeros factores (50,2% de la varianza). Dentro de las especies que utilizan las porciones más distales del árbol, P. collybita destaca por ser la que con mayor intensidad caza en el aire. R. ignicapillus y P. collybita son, además, las aves que más asiduamente rebuscan en los arbustos. P. ater y R. regulus son las especialistas del uso de las acículas. Las dos especies de Regulus son, con diferencia, las que más revolotean sobre los sustratos al buscar el alimento (especialmente R. ignicapillus). Por el contrario, las aves más relacionadas con el empleo del tronco y ramas gruesas son S. europaea y C. brachydactyla.

Atendiendo a la selección de especies arbóreas (PC2), destaca la gran separación dentro de los grupos de aves definidos por el primer factor (PC1).

Así, mientras A. caudatus se desenvuelve exclusivamente en los árboles caducifolios, P. collubita sólo emplea el pino. Dentro del grupo que explota el tronco, S. europaea sólo rebusca en caducifolios (casi exclusivamente en el roble), mientras que C. brachydactyla utiliza el pino con bastante intensidad. Este factor actúa de forma muy patente segregando a las especies del género Parus: P. ater y P. cristatus explotan preferentemente Pinus radiata mientras que P. palustris, P. caeruleus y P. major inciden exclusiva o mayoritariamente en árboles caducifolios.

En la figura 6-2 se sintetizan mediante un dendrograma las afinidades entre las especies según su situación en el hiperespacio definido por los cuatro factores derivados del PCA. P. palustris, P. caeruleus, P. major, S. europaea (especies características de los bosques caducifolios) y P. cristatus (característica de coníferas) constituyen el grupo de especies que más asiduamente utilizan las ramas (diámetros intermedios). R. ignica-

R. regulus y A. caudatus destacan por ser especialistas de la explotación de las ramas más finas de la vegetación arbórea. Las demás especies, al relacionarse escasamente con las anteriores, determinan estrategias de uso del espacio bien diferenciadas: P. ater emplea fundamentalmente las acículas, C. brachydactyla utiliza con mucha intensidad el tronco del pino y P. collybita es el especialista en la caza aérea de insectos.

Siguiendo a SABO (1980) se ha calculado la diversidad de utilización de cada categoría de la tabla 6-I con los datos de intensidad de empleo por parte de las especies. El patrón de diversidad que resulta de estos resultados puede ser interpretado desde un punto de vista energético (en relación con el costo de obtención de alimento), de adaptación morfológica, y de productividad y disponibilidad trófica en los estados de recurso dentro del grupo que se estudia. Respecto a los sustratos (variables 1 a 11 en la tabla 6-I) la mayor diversidad ornítica de empleo se da en las ramas medias y finas, en el suelo y en los arbustos (TW, B, GB, S, U), mientras que el empleo del aire (A) presenta el uso menos diverso. Respecto a las alturas, son las medio-inferiores las más diversamente explotadas. Dentro de los métodos de búsqueda de alimento, el empleo de posiciones horizontales (GL) presenta la mayor diversidad de utilización, mientras que el revoloteo (HOV) y caza de insectos (A, variable 3) son empleados por pocas especies. Por último, el haya (F) y el roble (Q) son las especies de árboles más diversamente utilizados, mientras que el acebo (ILX) es usado por escasas especies y de un modo poco equitativo. En resumen puede decirse que la estrategia de uso del espacio más representada y extendida en este grupo de aves durante el invierno es el empleo de las ramas situadas en las porciones medio-inferiores de los robles y las hayas mediante el empleo de posturas horizontales. Otros sustratos también seleccionados de modo prefe-

rente son el suelo y los arbustos.

En la tabla 6-III pueden verse las amplitudes de uso de sustratos (AS), métodos de búsqueda en la vegetación (AM), alturas (AEV) y árboles (AA). Ninguna especie presenta el mayor o menor valor de amplitud en todas las dimensiones. P. ater, P. cristatus y P. major son las que mayor amplitud de uso de sustratos presentan. Respecto al uso de alturas, las diferencias interespecíficas son escasas, marcándose P. cristatus y R. regulus como las aves que mayor espectro de alturas explotan. Los métodos de búsqueda del alimento son empleados con mayor diversidad por P. ater y R. regulus. Por último, en lo referente al uso de árboles, R. ignicapillus es la especie que presenta, con mucha diferencia, la mayor amplitud, mientras que son P. callybita, P. cristatus y S. europaea aquellas más especializadas en la selección de especies arbóreas.

Con el fin de conocer las relaciones entre las cuatro dimensiones consideradas, se han correlacionado entre sí las amplitudes de las especies en estas dimensiones. Tras haber efectuado todas las posibles correlaciones, sólo se han encontrado relaciones significativas entre el empleo de sustratos (AS) y alturas (AEV) ($r=0,628$, $n=11$, $p < 0,05$), indicando esta correlación positiva complementariedad entre estas dimensiones (véase CODY, 1974). Por el contrario, la ausencia de correlaciones negativas significativas indica la falta de complementariedad entre ellas (ver, por ejemplo, LEVINS, 1968; CODY, 1974; SCHOENER, 1974, y PIANKA, 1981).

El producto de amplitudes se recomienda cuando las dimensiones son independientes, mientras que cuando están relacionadas se aconseja obtener la media aritmética (véase CODY, 1974; MAY, 1975, y PIANKA, 1975, entre otros).

Teniendo en cuenta estos hechos y las correlaciones entre dimensiones efectuadas anteriormente, se ha realizado una aproximación a la amplitud global de uso del espacio mediante la ecuación:

$$AT = \frac{(AS+AEV)}{2} \times AM \times AA$$

En la tabla 6-III se muestra este valor para todas las especies. R. ignicapillus y P. ater son las que mayor amplitud global presentan, mientras que P. collybita y A. caudatus usan el espacio del modo más especializado.

Con el propósito de analizar el solapamiento en el uso del espacio se han definido las siguientes dimensiones: macrosustratos del medio (suelo, arbustos, aire, árboles y otros -piñas y nidos de la procesionaria del pino-), alturas dentro de los árboles (cinco intervalos de cuatro metros cada uno), cuatro métodos de búsqueda en la vegetación (posiciones horizontales, colgantes, verticales y revoloteo), sustratos de la vegetación arbórea (T, GGB+GB, B, TW, N) y especies arbóreas (las de la tabla 6-I). Para cada una de ellas se ha obtenido la hemimatriz interespecífica de solapamiento (55 valores) a partir de la cual se ha calculado la distribución frecuencial de solapamiento (figura 6-3 y véase HERRERA, 1980, para una idéntica aproximación). Atendiendo al solapamiento medio en cada dimensión, se puede afirmar que las aves se segregan fundamentalmente (menor valor PS_0) en el empleo de los sustratos de los árboles y de las especies arbóreas (figura 6-3, D y E), siendo la dimensión altura (figura 6-3, B) la que en menor medida las separa.

Siguiendo a SALE (1974) se ha simulado al azar, mediante ordenador, el solapamiento interespecífico en una dimensión de 5 categorías (como es el caso de los macrosustratos, alturas, árboles y sustratos en el árbol) y

en otra de cuatro (métodos de búsqueda), con el fin de comparar las distribuciones de solapamiento observadas con las esperadas al azar. Para ello se ha utilizado el procedimiento descrito en CARRASCAL (1984a), pero sin corregir los datos de uso del espacio generados de acuerdo con la disponibilidad real de los recursos (categorías dentro de cada dimensión) en el medio (véase ALATALO y ALATALO, 1979, y WAITE, 1984, para una aproximación similar). En total se han generado mil valores elementales de solapamiento en la dimensión de cinco categorías y otros tantos en la de cuatro.

Al comparar las distribuciones frecuenciales observadas (A, B, C, D, y E en la figura 6-3) con las esperadas (F y G en la figura 6-3) mediante el test de la G (previa aplicación de la corrección de continuidad -SOKAL y ROHLF, 1979-), se obtiene que la afinidad en el uso de macrosustratos, alturas, árboles y sustratos dentro del árbol, sigue un patrón significativamente distinto al que cabría esperar por azar ($p < 0,02$ en las cuatro pruebas), mientras que la distribución de solapamientos referente al empleo de métodos no difiere de la simulada ($p > 0,5$). Atendiendo a aquellas dimensiones que muestran diferencias significativas, se puede afirmar que las aves se solapan más que lo esperado en el empleo de alturas dentro de la vegetación, y menos en la utilización de especies arbóreas y sustratos dentro del árbol. Aunque la distribución de solapamientos en el uso de macrosustratos difiere de la generada al azar, el hecho de que su valor medio sea muy similar al esperado (68,03 frente a 67,00), y de que presente una mayor proporción de valores entre 80-100 y entre 20-40, plantea la existencia de una diferencia "no significativa" en la "cuantía de solapamiento" en esta dimensión. Atendiendo a las diferencias entre solapamiento medio observado (PS_o) y esperado (PS_e) (d en la figura 6-3), se tiene que la

contribución a la segregación de los sustratos del árbol \approx especies arbóreas \gg métodos \gg macrosustratos \gg alturas.

DISCUSION

Principales factores determinantes del nicho espacial. Constancia geográfica.

HOLMES et al. (1979), SABO (1980), HOLMES (1981), LANDRES y MacMAHON (1983) y CARRASCAL (1984 a) encuentran, en diferentes ornitocenosis con distinta estructura y condiciones ambientales, que la dimensión más importante, o una de las más importantes, determinante de la segregación interespecífica de las especies, es su posición en el eje horizontal del árbol. Asimismo, HOLMES et al. (1979) y HOLMES (1981) obtienen que en ecosistemas forestales mixtos el uso de coníferas vs. árboles caducifolios es también de gran importancia en la determinación del nicho espacial de las aves arbóreas (fundamentalmente insectívoras). El hecho de que en este estudio se haya encontrado que estas dos dimensiones explican por si solas el 53% de la variación dentro de los datos del uso del espacio, habla de la constancia de estos dos factores influyentes en la configuración del nicho multidimensional espacial. Esta constancia debe venir determinada por razones morfológicas (ver, por ejemplo, KARR y JAMES, 1975), de comportamiento (véase, entre otros, ECKHARDT, 1979; HOLMES y ROBINSON, 1981, y ROBINSON y HOLMES, 1982) y de estructura de la vegetación.

Relaciones entre dimensiones.

Los resultados de este trabajo coinciden con los dos autores en el sentido de una casi total ausencia de complementariedad entre las dimensiones consideradas en el uso del espacio en Passeriformes forestales (ver, por ejemplo,

ALATALO, 1982 b; SAETHER, 1982, y CARRASCAL, 1984 b, para un análisis de relación entre dimensiones a nivel interespecífico). No obstante, y como ha indicado ALATALO (1982b), el empleo de correlaciones no es un sistema realmente apropiado para explorar la complementariedad entre dimensiones, ya que en su análisis se emplean todos los pares posibles de especies dentro de los cuales no tiene por qué darse una misma tendencia. Así en este trabajo se aprecia un cierto grado de complementariedad entre los factores primero (PC1) y segundo (PC2), ya que las especies muy próximas en la primera dimensión se separan bien en la segunda como era de esperar habida cuenta de la ortogonalidad (independencia) de los factores proporcionados por el PCA.

Contribución de las dimensiones a la segregación.

Atendiendo a la contribución de las diferentes dimensiones a la segregación se coincide con SCHOENER (1974), ULFSTRAND (1977), MORSE (1978), HERRERA (1980), ALATALO (1982b), LANDRES y MacMAHON (1983) y CARRASCAL (1984b), entre otros, en que los sustratos del árbol separan a las especies en mayor medida que las alturas (no obstante véase también HOLMES *et al.*, 1979, y SAETHER, 1982). En esta ocasión se ha encontrado que la selección de árboles y sustratos dentro de estos, son las dos dimensiones fundamentales que determinan la segregación interespecífica (similar resultado obtiene ALATALO, 1982b, en un bosque mixto de Finlandia durante el invierno). La razón de que la separación se efectúe principalmente según el empleo de los sustratos del árbol, viene determinada por el hecho de que las adaptaciones morfológicas se producen teniendo en cuenta dimensiones discretas que no incluyan una gran variedad de estados de recursos con requerimientos de comportamiento y morfológicos diferentes (véase MacARTHUR, 1972; ALATALO, 1982b).

Posible papel de la competencia interespecífica
en la determinación del uso del espacio.

Los menores solapamientos obtenidos en el empleo de sustratos dentro del árbol y en la selección de estos respecto al que cabría esperar por azar, plantea la posibilidad de la existencia de la competencia interespecífica de explotación o de interferencia (ver revisión de SCHOENER, 1983), como mecanismo influyente en el reparto de recursos observado. En este sentido, las especies al emplear el árbol se relegarían a aquellos sustratos, dentro de su nicho fundamental (véase HUTCHINSON, 1957, y PIANKA, 1982), que más eficientemente explotan o en los cuales coinciden en menor medida con las demás. Otro tanto podría decirse respecto al empleo de árboles, aunque en esta ocasión el menor solapamiento observado puede interpretarse también como resultado de una discontinuidad dentro de este espectro de recursos. Esto es, no todas las aves podrían ocupar todos los árboles con similar intensidad, debido a preferencias intrínsecas por ciertas especies arbóreas que estarían en relación con adaptaciones específicas a los tipos de sustratos y presas que estos contienen (véase HOLMES y ROBINSON, 1981). Esta interpretación alternativa que considera una discontinuidad dentro del espectro de recursos no parece tener sentido en el caso de los sustratos del árbol, ya que la mayoría de las especies pueden ocupar una gran variedad de sustratos según circunstancias ambientales y competitivas (véase, por ejemplo, GRUBB, 1975; ALATALO, 1981; MORENO, 1981; CARRASCAL, 1984b).

El hecho de un solapamiento mayor que lo esperado por azar en el empleo de las alturas del árbol, indica que las especies no muestran una marcada selectividad al ocupar el rango de alturas.

Aunque los resultados de los modelos neutros pueden interpretarse como consecuencia de la competencia interespecífica, el carácter "artificial" de su diseño como "experimento biológico", y el no haber estudiado simultáneamente otros factores influyentes sobre las especies, determinantes de los límites del nicho (véase ALLEY, 1982), no rechaza la existencia de otros mecanismos paralelos, o excluyentes incluso, a la competencia como factores causales de la distribución observada (véase, por ejemplo, SIMBERLOFF, 1982, para una revisión sobre el papel de la competencia interespecífica como mecanismo influyente en la organización de las comunidades).

Influencia de la gestión forestal sobre las aves.

El País Vasco atlántico ha sufrido una profunda remodelación de su vegetación forestal al haber sido sustituidas las especies autóctonas (Quercus spp. y Fagus sylvatica) por una conífera exótica de matiz atlántico (Pinus radiata). Como consecuencia de esta gestión forestal, en la actualidad los pinares ocupan el 35 % de la superficie mientras que los robledales (0,01%) y hayedos (3,4%) tienen una importancia sensiblemente menor (ver ICONA, 1979 y 1980).

De todo el grupo de especies estudiado (bien representado en las masas caducifolias del País Vasco -TELLERIA, 1983b-), R. regulus, P. collybita, P. ater, P. cristatus y C. brachydactyla han sido las más favorecidas por las repoblaciones, a juzgar por su selección preferente por Pinus radiata respecto a los árboles caducifolios. Por el contrario, P. caeruleus, P. palustris, A. caudatus y S. europea no se han visto beneficiadas por esta remodelación forestal del medio. Esto determina, teniendo en cuenta su alto grado de sedentarismo y la escasa superficie de los hayedos y roble-

dales en el área de estudio, que estas últimas especies sean las más sensibles, desde un punto de vista poblacional, ante una gestión transformadora de los bosques caducifolios aún existentes. Este hecho se pone especialmente de manifiesto en S. europaea debido a su escasez (ver TELLERIA, 1983 a) y gran selectividad por los troncos y ramas gruesas de robles maduros, y la reducida superficie forestal de los robledales en el área de estudio. Como contrapunto, y teniendo en cuenta el uso del espacio y la amplitud global, R. ignicapillus es la especie menos afectada por las prácticas de explotación forestal, ya que busca preferentemente el alimento en los arbustos y en las ramitas finas de una gran variedad de especies arbóreas, con lo cual puede vivir en numerosos hábitats forestales con distinta estructura, composición florística y estado sucesional, debido a la gran abundancia de arbustos y/o ramitas en todos los tipos de bosques del País Vasco.

CONCLUSIONES

A la luz de los resultados anteriores se concluye que el nicho multidimensional de estas aves insectívoras está configurado principalmente por las dimensiones "uso del follaje frente al tronco y ramas muy gruesas" (situación en el eje horizontal del árbol) y por la selección de especies arbóreas del tipo "caducifolios vs. coníferas".

No se ha obtenido complementariedad entre las dimensiones del nicho espacial. Por el contrario el uso de alturas dentro de la vegetación y el empleo de métodos de búsqueda en cada sustrato están relacionados con la dimensión situación en el eje horizontal del árbol, existiendo por tanto suplementariedad (no son dimensiones independientes).

Las dimensiones que más segregan a las aves son el uso de sustratos y el empleo de especies arbóreas. La contribución de la altura de búsqueda del alimento en los árboles a la segregación es nula.

La implantación de bosques de Pinus radiata en el área de estudio ha favorecido a P. ater, P. cristatus y R. regulus. La eliminación de robles tiene un efecto muy negativo sobre P. palustris, P. caeruleus y S. europaea.

	RR	RI	PHC	PA	PCR	PP	PCA	PM	AC	SE	CB	H'
1 S	0	0	1,6	11,8	39,3	10,2	15,1	46,3	0	5,1	0	1,58
2 U	10,7	25,0	22,2	11,8	1,9	0	2,3	9,1	1,1	0	0	1,73
3 A	2,8	1,7	41,3	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0,44
4 T	0	0	0	2,8	11,2	9,1	2,3	3,3	0	51,5	85,6	1,25
5 GGB	0	0	0	0	0,9	4,6	2,3	2,5	0	19,2	5,0	1,10
6 GB	0,3	0	1,6	1,4	6,5	14,8	2,3	6,6	0	18,2	4,1	1,77
7 B	9,3	5,7	3,2	7,1	14,0	46,6	54,7	18,2	13,6	6,1	1,7	1,96
8 TW	45,2	63,6	25,4	25,0	23,4	14,8	20,9	10,7	85,2	0	0	1,99
9 N	31,7	4,0	4,8	30,2	0	0	0	0	0	0	0	1,07
10 C	0	0	0	5,2	0,9	0	0	0	0	0	3,3	0,92
11 BOL	0	0	0	4,3	1,9	0	0	3,3	0	0	0	1,05
12 H1	15,1	33,6	27,1	3,8	14,8	21,5	18,7	20,0	23,3	10,5	40,0	2,28
13 H2	24,7	30,5	25,0	21,9	23,0	24,0	25,3	34,1	29,1	26,3	20,8	2,39
14 H3	29,7	25,2	41,7	17,5	27,9	34,2	41,3	32,9	34,9	33,7	29,2	2,38
15 H4	22,8	10,7	0	31,3	24,6	17,7	6,7	9,4	12,8	28,4	6,7	2,17
16 H5	7,7	0	6,3	25,6	9,8	2,5	8,0	3,5	0	1,0	3,3	1,85
17 GL	63,7	64,4	93,1	53,5	70,4	83,3	66,7	90,1	82,4	45,9	0	2,28
18 HG	26,2	6,7	3,5	33,4	9,3	5,1	23,6	4,4	8,2	2,0	10,1	2,06
19 CR	0	0	0	13,1	20,4	11,5	9,7	5,5	5,9	52,0	89,9	1,61
20 HOV	10,2	28,9	3,4	0	0	0	0	0	3,5	0	0	0,95
21 PR	69,3	34,6	100,0	81,4	93,4	0	0	29,4	0	0	46,7	1,86
22 F	17,3	40,8	0	14,9	0	53,9	41,3	51,8	75,0	19,4	29,2	2,07
23 Q	11,8	6,9	0	3,7	6,6	44,9	53,3	17,7	15,9	80,7	22,5	1,93
24 ILX	0	12,3	0	0	0	0	0	0	1,1	0	1,7	0,61
25 ST	1,6	5,4	0	0	0	1,3	5,3	1,2	8,0	0	0	1,55

Tabla 6-1: Uso del espacio (ver Tabla 6-2 para los símbolos) por Regulus régulus (RR), Regulus ignicapillus (RI), Phylloscopus collybita (PHC), Parus ater (PA), P. cristatus (PCR), P. palustris (PP),

P. caeruleus (PCA), P. major (PM), Aegithalos caudatus (AC), Sitta europaea (SE) y Certhia brachydactyla (CB). H': diversidad de empleo de cada categoría de uso del espacio.

Tabla 6-2: Análisis de las Componentes Principales con la matriz de la Tabla 6-1. A.V.: autovalor. $\% \sigma^2$: porcentaje de la varianza explicado.

S: suelo. U: arbustos. A: aire. T: tronco. GGB: ramas de más de 10 cm de Ø
GB: ramas de 10-5 cm de Ø. B: ramas de 5-1 cm de Ø. TW: ramas de menos
de 1 cm de Ø. N: acículas. C: piñas. BOL: nidos de la procesionaria
del pino.

H1-H5: alturas a intervalos de 4 m; 0-4, 4-8, 8-12, 12-16 y más de
16 m.

GL: método de búsqueda rebuscando con postura horizontal. HG: postura
colgante. CR: trepando. HOV: revoloteando sobre sustrato.

PR: pino. F: haya. Q: robles. ILX: acebo. ST: arbolillos caducifolios
(Crataegus monogyna, Salix spp.).

	PC1	PC2	PC3	PC4
Sustratos				
S	-	-	-	0,678
U	-0,879	-	-	-
A	-	-	-	-
T	0,943	-	-	-
GGB	0,904	-	-	-
GB	0,805	-	-	-
B	-	-	-	-
TW	-0,872	-	-	-
N	-0,669	-	-	-
C	-	-	-	-
BOL	-	-	0,747	-
Alturas				
H1	-	-	-0,848	-
H2	-	-0,615	-	-
H3	-	-	-0,648	-
H4	-	-	0,697	-
H5	-	0,643	0,632	-
Métodos				
GL	-	-	-	0,685
HG	-	-	0,618	-
CR	0,911	-	-	-
HOV	-0,777	-	-	-
Arboles				
PR	-	0,716	-	-
F	-	-0,814	-	-
Q	0,670	-0,676	-	-
ILX	-	-	-	-0,600
ST	-	-0,816	-	-
A.V.	7,739	4,821	4,637	3,301
$\% \sigma^2$	30,957	19,286	18,547	13,208
$\Sigma \% \sigma^2$	30,957	50,243	68,790	82,007

	AS	AEV	AM	AA	AT
<i>Regulus regulus</i>	3,67	4,57	2,40	2,40	23,64
<i>Regulus ignicapillus</i>	2,71	3,73	2,28	3,79	27,82
<i>Phylloscopus collybita</i> ...	4,20	3,45	1,64	1,00	6,33
<i>Parus ater</i>	6,53	4,37	2,63	1,77	25,41
<i>Parus cristatus</i>	5,16	4,71	2,21	1,28	14,00
<i>Parus palustris</i>	4,55	4,22	1,74	2,12	16,19
<i>Parus caeruleus</i>	3,63	4,09	2,31	2,35	21,02
<i>Parus major</i>	5,06	4,03	1,48	2,89	19,47
<i>Aegithalos caudatus</i>	1,58	3,78	1,91	2,14	10,94
<i>Sitta europaea</i>	3,64	3,90	2,17	1,63	13,31
<i>Certhia brachydactyla</i>	1,81	3,84	1,39	3,07	12,17

Tabla 6-3: Amplitudes de uso de sustratos (AS), alturas (AEV), métodos de búsqueda (AM) y especies arbóreas (AA) por las especies. AT: amplitud total (ver texto).

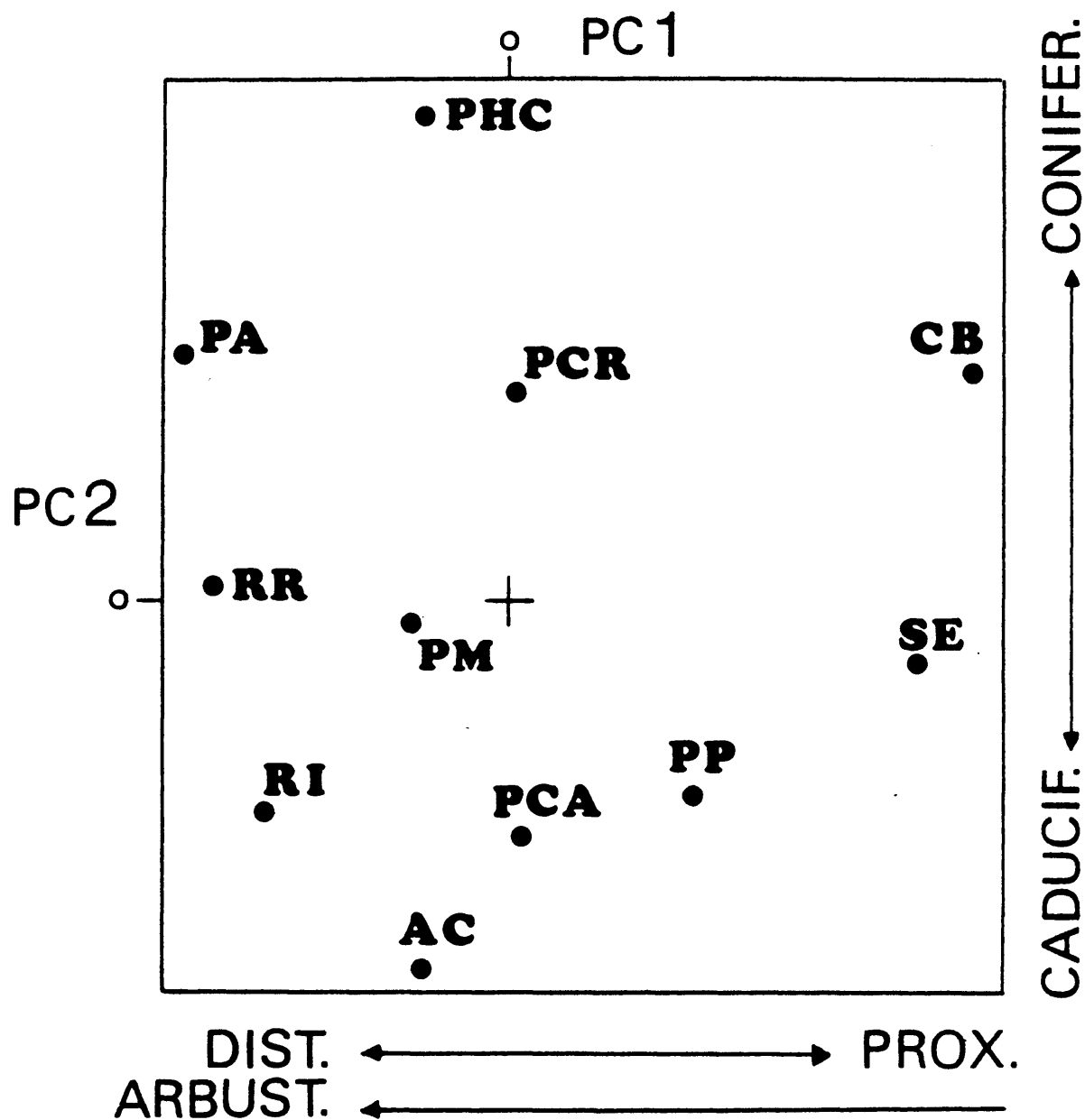


Figura 6-1: Situación de las especies en el plano definido por PC1 y PC2.

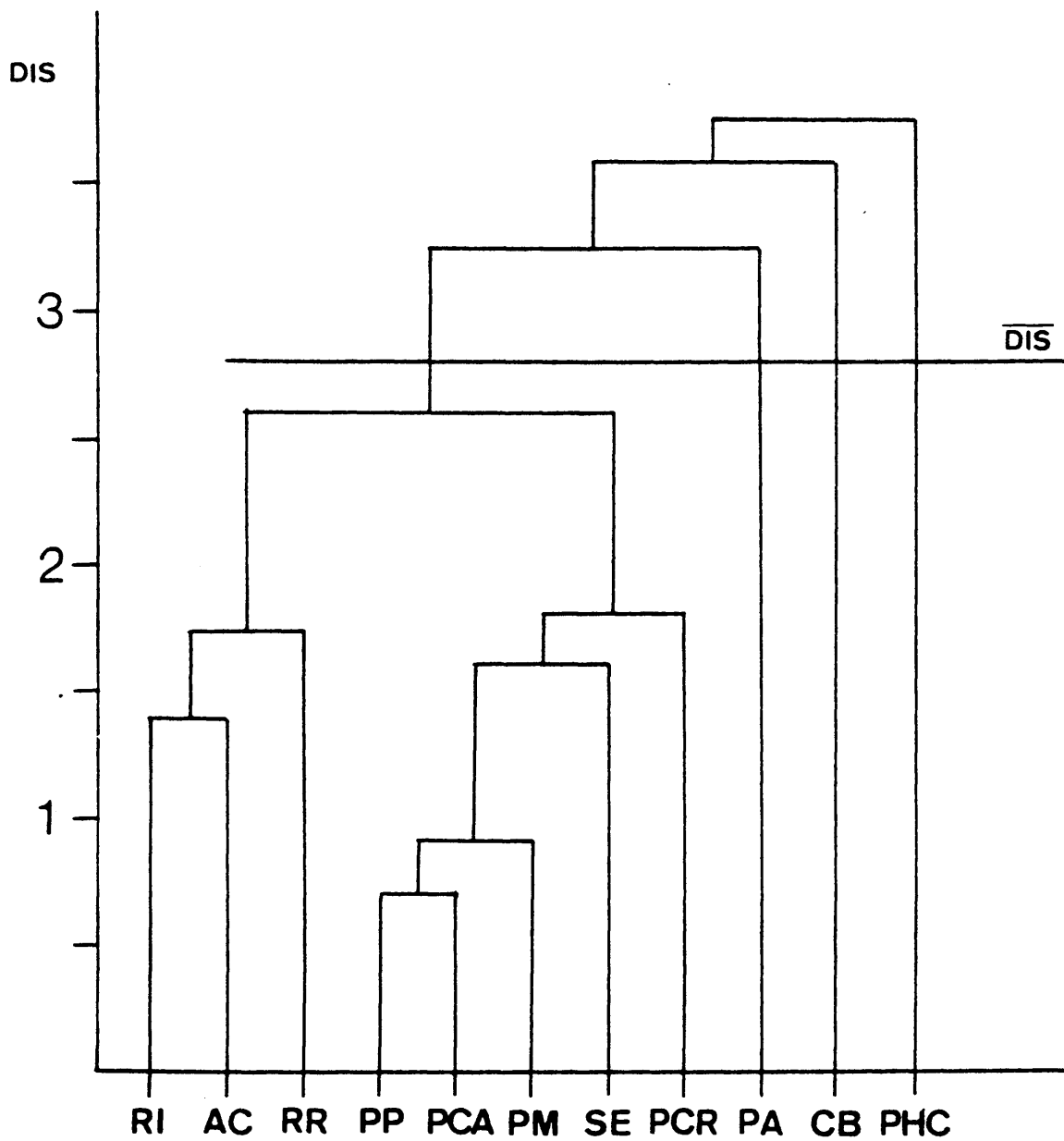


Figura 6-2: Dendrograma de afinidad interespecífica en el uso del espacio.
DIS: distancia euclídea. \overline{DIS} : distancia media. Para las siglas ver Tabla 6-1.

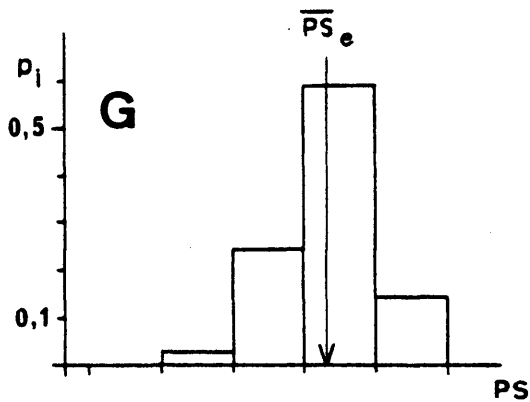
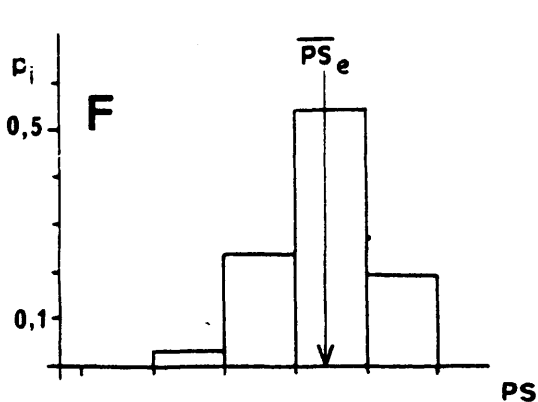
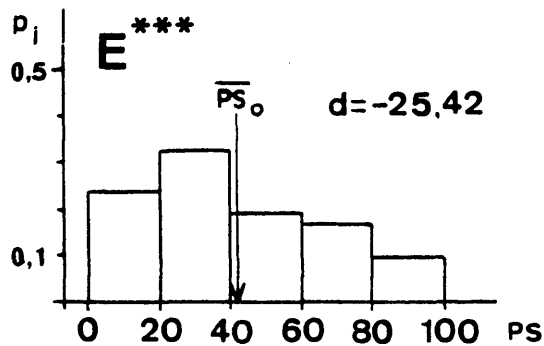
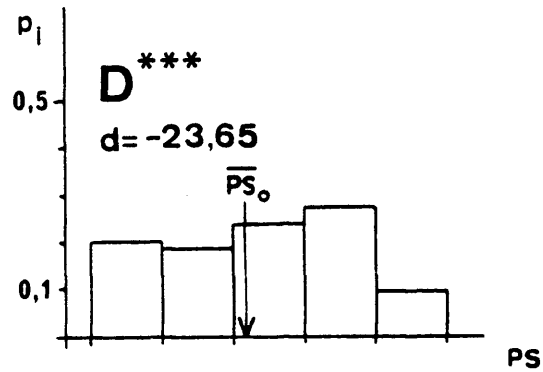
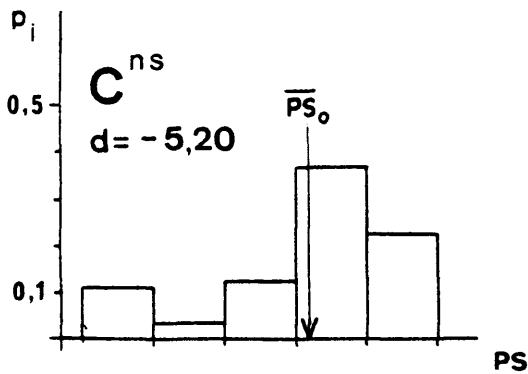
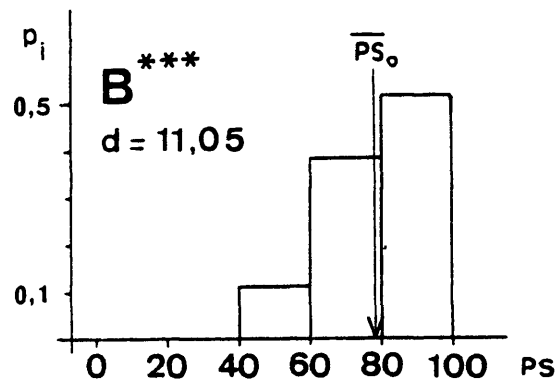
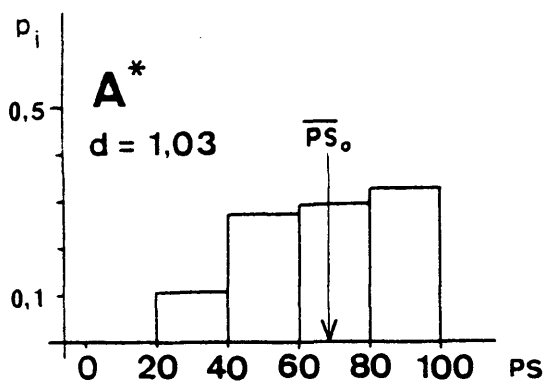


Figura 6-3: Distribución frecuencial de los valores de solapamiento interespecífico en el uso de macrosustratos (A), alturas (B), métodos (C), especies arbóreas (D) y sustratos dentro del árbol (E). Idem para la simulación al azar con cuatro categorías (F) y con cinco categorías (G). PS : solapamiento medio observado. \overline{PS} : solapamiento medio esperado (modelo neutro). d : $\overline{PS} - PS$. Sobre las distribuciones observadas nivel de significación de las diferencias con las correspondientes esperadas (test de la G)

CAPITULO 7

SELECCION DE ESPECIES DE ARBOLES CADUCIFOLIOS POR AVES INSECTIVORAS
FORESTALES DURANTE EL INVIERNO

INTRODUCCION

Desde que MacARTHUR Y MacARTHUR (1961) establecieron la relación directa entre diversidad de aves y diversidad de altura del follaje (FHD), numerosos autores han estudiado la relación entre avifauna y vegetación poniendo especial énfasis en la estructura de la vegetación sin reparar en la composición florística de los medios estudiados (por ejemplo KARR 1968, RECHER 1969, BLONDEL et al. 1973, WILLSON 1974, NILSSON 1979, BILCKE 1984, OSBORNE 1984, BLONDEL 1986).

No obstante recientemente se ha llamado la atención sobre la importancia que la identidad específica de la vegetación ejerce determinando las preferencias de hábitat de las aves y la organización de sus comunidades (WIENS y ROTEMBERRY 1981, RICE et al. 1983, 1984 y ROTENBERRY 1985). Este aspecto se ha puesto especialmente de manifiesto en los estudios sobre el uso del espacio de aves insectívoras forestales. La selección de árboles caducifolios vs. coníferas ha resultado ser una de las dimensiones más importantes en la configuración del nicho espacial de estas especies (HOLMES et al. 1979, HOLMES 1981, CARRASCAL y TELLERIA 1985b). No obstante también se han encontrado fuertes diferencias interespecíficas atendiendo a la selección de especies caducifolias (por ejemplo ROBINSON y HOLMES 1984) y aciculifolias (por ejemplo AIROLA y BARRETT 1985).

A pesar de la creciente evidencia de la importancia de la identidad florística de la vegetación en la distribución de las aves, tan solo

HOLMES y ROBINSON (1981), ROBINSON y HOLMES (1984) y GUITIAN (1984) han analizado detalladamente las causas de la selección por diferentes especies de árboles. Las diferencias en la disposición del follaje y en la cuantía e identidad de los recursos tróficos potenciales para las aves parecen las causas principales de esta selección diferencial.

En esta ocasión se abordará el estudio de las preferencias por el roble y el haya en un amplio grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. Durante esta época del año los recursos tróficos son limitantes (ver por ejemplo LACK 1966 y FRETWELL 1972), las aves sólo están ocupadas en su subsistencia (no existen limitaciones reproductoras) y las hayas y los robles no presentan follaje (con lo cual se elimina el efecto de las características diferenciales del follaje en la selección de especies arbóreas por parte de las aves). El hecho de que las aves estudiadas sean las constituyentes fundamentales de las ornitocenosis invernantes en bosques caducifolios del norte de la Península Ibérica, y que los robles y las hayas sean los árboles más importantes en estos bosques, proporciona el ámbito observacional y experimental necesario para comprender la invernada de aves en gran parte de la Región Eurosiberiana de Iberia a través del conocimiento de sus estrategias de búsqueda del alimento.

MATERIAL Y METODOS

El área de estudio es una masa forestal extensa situada en el Puerto de Altube (Alava, País Vasco atlántico; 43°03'N, 2°45'W) entre 500 y 600 m.s.n.m. Es un bosque mixto constituido por Fagus sylvatica (especie predominante) y Quercus spp (principalmente Q. robur). Los muestreos se efectuaron durante Diciembre de 1983 - Enero de 1984 y Enero y Febrero

de 1987.

Todos los muestreos se restringieron a una zona de unas 50 ha. La densidad de Fagus sylvatica es 105 árboles/ha y la de Quercus spp 31,2 árboles/ha. La altura media de Fagus es 15,8 m y la de Quercus 13,3 m.

Se han distinguido cinco sustratos de búsqueda del alimento para las aves: hayucos (H), tronco (T) y tres tipos de ramas atendiendo a su diámetro (TW: < 1 cm de \emptyset ; B: de 1-5 cm de \emptyset ; GB: > 5 cm de \emptyset). Tanto para Fagus como para Quercus se seleccionaron tres "ramas medias" para las cuales se midió la superficie de GB, B y TW. A continuación se seleccionaron al azar 10 robles y 10 hayas en cada uno de los cuales se midió la superficie del tronco y se contó el número de "ramas". A partir de estas estimas se obtuvo la superficie media aproximada de cada sustrato en cada especie de árbol. Aunque los valores así obtenidos no son exactos, permiten obtener una idea de la estructura y patrón de ramificación en Fagus y Quercus. En la Figura 7-1 puede observarse que la superficie correspondiente al tronco y ramas gruesas (GB) es aproximadamente igual en Fagus y Quercus. Por el contrario tiene una mayor superficie de ramas (B) y ramitas (TW). Globalmente, la superficie de Fagus es un 70% mayor que la de Quercus (Fagus: 173,7 m²; Quercus: 102,3 m²).

Los troncos de Quercus presentan profundas rugosidades en su corteza de manera que la superficie real del tronco, a la altura del pecho, es un 15% superior a la de su perímetro (estima efectuada midiendo con un hilo fino el perímetro del tronco con y sin intersticios de la corteza). Este fenómeno no se da en Fagus en donde la superficie con y sin rugosidades es la misma (15 troncos medidos en cada especie).

La cobertura de líquenes en el tronco se estimó midiendo con una cinta métrica, a la altura del pecho, la porción de la circunferencia del tronco que estaba cubierta por líquenes (n=30 para Quercus y n= 71 para Fagus). La cobertura en las ramas gruesas (GB) y finas (TW) se midió de modo visual (método de PRODON 1976) en unidades de 1 m de longitud (TW: n=564 en Quercus y n= 524 en Fagus; GB: n= 512 en Quercus y n= 498 en Fagus). En la Figura 7-2 se observa que los líquenes cubren más superficie de troncos y ramas en los robles que en las hayas. Esto se pone especialmente de manifiesto en las ramas. Los sustratos con mayores coberturas de líquenes son los troncos y las ramas gruesas. Las especies de líquenes más abundantes en el área de estudio son Hypogymnia tubulosa, H. physodes, Parmelia caperata, Usnea florida y Evernia prunastri.

Para medir la abundancia de artrópodos en los líquenes de los troncos (sin distinguir entre especies arbóreas) y en los troncos sin líquenes de Quercus y Fagus, se buscó intensamente durante períodos de tiempo controlado de 2' removiendo los sustratos con unas pinzas de punta fina a "modo de un agateador". En cada unidad se anotó el número de artrópodos observados y su tamaño. En la Figura 7-3 se observa que el número de presas de 1 o más milímetros es mucho mayor en las masas con líquenes que en los troncos desnudos (test de la t; $p < 0,001$ en las dos pruebas). Los troncos sin líquenes de Quercus presentan una mayor cantidad de artrópodos que los de Fagus (test de la t; $p < 0,05$). El tamaño de las presas potenciales es mayor en los sectores con líquenes que en los troncos desnudos de las hayas (test de la t; $p < 0,001$). Los troncos de Quercus no cubiertos por líquenes presentan artrópodos de mayor tamaño que los que habitan en los troncos de Fagus (test de la t; $p < 0,001$). La frecuencia de apari-

ción de arañas de 2 o más milímetros en las muestras de 2' significativamente mayor en los líquenes que en los troncos desnudos de Quercus y Fagus (test de la t para comparar dos porciones observadas en series de datos independientes; $p < 0,01$ en las dos pruebas).

En el área de estudio viven regularmente durante el invierno ocho especies de aves insectívoras forestales que buscan el alimento fundamentalmente en los árboles: Regulus ignicapillus, Parus ater, P. cristatus, P. caeruleus, P. palustris, Aegithalos caudatus, Sitta europaea y Certhia brachydactyla. A estas especies hay que añadir R. regulus que sólo estuvo presente durante el invierno de 1983-1984 y P. major que busca mayoritariamente su alimento en el suelo en estas masas caducifolias. Ambas especies no se incluyen en este estudio por no estar presentes en ambos períodos de muestreo y por haberse obtenido de ellas pocas muestras en árboles.

El uso del espacio por las aves se muestreó a intervalos de 30 segundos tomando para cada individuo en observación un máximo de seis muestras y no más de tres por árbol (ver CARRASCAL 1984c y MORRISON 1984 para las ventajas de este sistema de muestreo). De cada ave en observación se anotó su situación en haya (F) o roble (Q) y cinco sustratos: tronco, tres tipos de ramas y hayucos (ver más arriba). Durante el invierno de 1986-1987 además se anotó su presencia en masas de líquenes en las dos especies arbóreas y sustratos dentro de estas.

Todo el análisis que a continuación se desarrolla se centra en los datos tomados durante Enero y Febrero de 1987. Los obtenidos en el invierno de 1983-1984 se utilizan para comprobar la constancia interinvernal en los patrones de selección de Quercus y Fagus.

RESULTADOS

En la tabla 7-1 se muestra el uso porcentual del haya (F) y roble (Q) por las especies y su elejibilidad por el roble (E_Q). Regulus ignicapillus y Aegithalos caudatus utilizan las dos especies de árboles en una proporción similar a su disponibilidad (DISP). Parus ater es la única especie que usa el roble con menor intensidad atendiendo a su disponibilidad ($E_Q < 1$). Las restantes especies usan los robles y hayas en una proporción que difiere significativamente de su frecuencia de aparición en el área de estudio (test de la G; $p < 0,01$ en las cinco pruebas). Todas ellas seleccionan positivamente el roble ($E_Q > 1$), siendo P. cristatus, P. caeruleus y Sitta europaea las que manifiestan una selección más acusada.

Si se efectúa de nuevo el análisis anterior excluyendo las muestras en las que las aves buscaban en los hayucos (sustrato exclusivo del haya) se obtiene que todas las especies usan el roble con una frecuencia superior a la de su disponibilidad (ver Q' y $E_{Q'}$ en Tabla 7-1; $E_{Q'} > 1$).

Atendiendo al uso de sustratos, P. ater explota mayoritariamente los hayucos (% Hy en Tabla 7-2), utilizándolos en menor cuantía R. ignicapillus. Respecto a las partes del árbol (tronco y ramas) R. ignicapillus y A. caudatus usan preferencialmente las porciones más distales (% TW en Tabla 7-2). S. europaea y Certhia brachydactyla son los especialistas en la explotación del tronco (% T). Por último los páridos se comportan como generalistas aunque inciden mayoritariamente sobre las ramas de diámetro intermedio y grueso (% GB y % B). El porcentaje de tiempo que las especies dedican a la búsqueda de alimento en los líquenes y musgo (% L) es muy grande ($> 75\%$) en P. cristatus, P. palustris, S. europaea y C. brachydactyla, siendo mínimo en A. caudatus.

La elejibilidad por el roble (E_Q) se correlaciona negativamente con el uso de hayucos (% Hy; $r = -0,727$, $n = 8$, $p < 0,05$) de manera que la utilización de este recurso es responsable por si sola de parte de la selección de los robles, debido a su presencia exclusiva en la hayas. Sin embargo, la menor disponibilidad de ramas de diámetro inferior a 5 cm (ver B y TW en Figura 7-1) en los robles no es responsable de la selección de esta especie de árbol, ya que el uso de ramas y ramitas (% B + % TW) no se correlaciona significativamente con la elejibilidad por el roble (E_Q ; $r = -0,629$, $n = 8$, ns). Otro tanto ocurre al considerar la mayor rugosidad del tronco del roble respecto a la del haya, ya que la utilización del tronco (% T) no se correlaciona significativamente con E_Q ($r = 0,492$, $n = 8$, ns).

El porcentaje de tiempo que las aves dedican a buscar en los líquenes (% L) se correlaciona positivamente con la elejibilidad por el roble (E_Q ; $r = 0,834$, $n = 8$, $p = 0,01$; ver Figura 7-4). Este hecho debe relacionarse con la mayor presencia de los líquenes en los robles (ver Figura 7-2). En conjunto, el porcentaje de uso de hayucos y líquenes explican el 81,7% de la variación observada en la selección del roble ($p < 0,05$).

En la Figura 7-5 se ilustra la situación media de las especies en el eje horizontal de los robles y las hayas (POS_Q , POS_F), obtenida mediante la media ponderada haciendo $T=0$, $GB=1$; $B=2$, $TW=3$. Las aves al utilizar el haya se desplazan hacia porciones más internas del árbol incidiendo más sobre el tronco (sustrato con mayor cobertura de líquenes y musgo; test de Wilcoxon, $p < 0,05$). La cuantía de este desplazamiento es mínima en R. ignicapillus, A. caudatus (explotadores de las porciones distales) y S. europaea, C. brachydactyla (especialistas del uso del tronco), y

máxima en los Páridos (buscadores de porciones medias del eje horizontal de árbol).

Las especies al utilizar los troncos de las hayas seleccionan las zonas con líquenes y musgos respecto a las superficies desnudas, ya que el porcentaje de tiempo que dedican a buscar en los líquenes y musgos del tronco es superior a su porcentaje de cobertura. Otro tanto ocurre con S. europaea y C. brachydactyla en los troncos de los robles. Al utilizar las ramitas de las hayas R. ignicapillus selecciona positivamente las masas de líquenes, mientras A. caudatus las utiliza con una intensidad que no difiere de su disponibilidad (ver %LTF, %LTQ y %LTWF en Tabla 7-3). Por tanto, con la excepción de A. caudatus (no se ha incluido a P. ater en este análisis por escasez de datos) todas las demás especies seleccionan activamente los líquenes como sustrato de alimentación.

La preferencia por el haya y los robles no muestra cambios significativos interanuales ya que el uso porcentual de estos dos tipos de árboles no varía entre los inviernos de 1983-1984 y 1986-1987 en ninguna especie (test de la G; $p > 0,1$ en las ocho pruebas efectuadas; ver Tabla 7-4).

DISCUSION

Los resultados de este trabajo indican que las aves al ocupar medios forestales homogéneos durante el invierno responden a la identidad específica del arbolado, poniéndose de manifiesto la necesidad de considerar la composición florística, además de la estructura de la vegetación, en los estudios de las preferencias de hábitat de las especies y organización de sus comunidades (ver además HOLMES y ROBINSON 1981, RICE et al. 1983 y 1984).

La generalizada selección de los robles por las aves aquí estudiadas muestra la gran importancia que deben tener estas especies (*Q. robur*, *Q. petraea* y *Q. pyrenaica*) en la invernada de paseriformes insectívoros forestales en las masas caducifolias del norte de Iberia. Si se tiene en cuenta además la marcada preferencia de muchas especies de aves durante el invierno por el acebo (*Ilex aquifolium*) en los bosques caducifolios del norte de España (GUITIAN 1984), la diversidad florística del arbolado debe ser un factor de capital importancia determinando aumentos de densidad y riqueza de aves en bosques caducifolios (ver además ODUM 1950, WILLIAMSON 1970, PURROY 1975, ENGSTROM et al. 1984, POTTI 1985b).

Aunque algunos autores han apuntado razones estructurales para explicar la selección de especies arbóreas por las aves (por ejemplo HOLMES y ROBINSON 1981), en esta ocasión se ha obtenido que es la disponibilidad trófica el principal factor determinante de las preferencias observadas. No obstante la mayor abundancia de alimento en los robles que en las hayas para estas aves insectívoras (ver Material y Métodos) es debida fundamentalmente a la mayor presencia de líquenes en los robles. Los líquenes al proporcionar mayor refugio (frente a la depredación y condiciones ambientales adversas) a numerosos artrópodos y sus puestas que las superficies desnudas o con poca cobertura (por ejemplo GERSON y SEAWARD 1979, ANDRE 1983, 1985, SOCHTING y GJELSTRUP 1985), son los principales responsables de la mayor disponibilidad de presas. Por tanto la selección del roble por las aves se manifiesta indirectamente a través de la presencia de plantas epífitas que constituyen su principal sustrato de búsqueda de alimento.

Aunque algunos autores han mencionado ciertas relaciones entre aves

y líquenes (por ejemplo NILSSON y ALERSTAM 1976 y RICHARDSON y YOUNG 1977), esta es la primera vez que se pone de manifiesto su importancia como sustrato de alimentación. Su selección se efectúa incluso sobre sustratos para los cuales algunas especies no están adaptadas ecomorfológicamente (por ejemplo el uso de superficies verticales -tronco- por las especies del género Parus; ver Capítulo 8). La explotación de los troncos por los páridos, a pesar de que debe acarrear un mayor gasto energético que la búsqueda por superficies horizontales (por ejemplo ramas), debe quedar compensada por la presencia de una mayor abundancia y tamaño de presas en los líquenes (por tanto mayor predecibilidad de encuentro y mayor rendimiento energético por "unidad" de esfuerzo).

La marcada selección de los líquenes como sustrato de alimentación plantea que las aves insectívoras estudiadas desarrollan estrategias óptimas de búsqueda del alimento, ya que maximizan la tasa de captura de presas al desarrollar su actividad trófica en los sectores con mayor cantidad y predecibilidad de encuentro del alimento (por ejemplo GRUBB 1979, PYKE 1984), y al seleccionar los sustratos con mayor tamaño de presas en donde es más probable que se maximice el cociente energía conseguida/unidad de tiempo buscando (CHARNOV 1976, KREBS et al. 1977, PYKE 1984; ver por ejemplo JANSSEN y BROMSSEN 1981).

Por último, los patrones de selección de especies arbóreas por parte de estas aves insectívoras es constante en el tiempo, lo cual debe venir determinado no por las preferencias intrínsecas de cada especie por un tipo de árbol, sino por una necesidad de maximizar la obtención de alimento por unidad de tiempo gastado en su búsqueda (ver sin embargo WAGNER 1981 para cambios interanuales en las estrategias de búsqueda del alimento).

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este trabajo proporcionan las siguientes conclusiones:

- Las aves insectívoras arbóreas de los bosques caducifolios del País Vasco atlántico responden a la composición florística del arbolado seleccionando positivamente los robles (Quercus robur, Q. petraea y Q. pyrenaica).
- La selección del roble es explicada atendiendo a las preferencias de las especies por alimentarse en los hayucos y en líquenes (mayor presencia en el roble que en el haya).
- Con excepción de A. caudatus, las demás especies seleccionan los líquenes como sustrato de alimentación debido a que contienen más artrópodos (y de mayores tamaños) que las ramas y troncos no cubiertos por estas plantas epífitas.
- La selección de las especies arbóreas caducifolias durante el invierno no parece responder a diferencias estructurales entre árboles sino al contenido alimentario de cada especie, en donde las aves muestran unas estrategias tendentes a optimizar la búsqueda del alimento.
- La selección del roble frente al haya es un fenómeno constante en el tiempo.

	%				
	F	Q	EQ	%Q'	EQ'
RI	75,3	24,7	1,08	29,5	1,29
PA	88,1	11,9	0,52	27,6	1,21
PCR	30,9	69,1	3,02	69,1	3,02
PCA	36,5	63,5	2,77	64,0	2,79
PP	49,6	50,4	2,20	50,8	2,22
AC	73,6	26,4	1,15	26,4	1,15
SE	23,6	76,4	3,34	76,4	3,34
CB	52,8	47,2	2,06	47,2	2,06
DIS	77,1	22,9			

Tabla 7-1: Uso frecuencial del haya (F) y el roble (Q) por las especies.

%Q': porcentaje de uso del roble excluyendo las muestras de búsqueda de alimento en los hayucos (sólo con las muestras de uso de tronco y ramas). DIS: disponibilidad de robles y hayas en el área de estudio. EQ y EQ': elejibilidades del roble (uso entre disponibilidad, con EQ y EQ').

RI: Regulus ignicapillus. PA: Parus ater. PCR: P. cristatus. PCA: P. caeruleus. PP: P. palustris. AC: Aegithalos caudatus. SE: Sitta europaea. CB: Certhia brachydactyla.

	%		%		%		
	Hy	T	GB	B	TW	L	D
RI	16,3	0	0,6	21,3	78,1	22,4	0,0
PA	57,6	17,9	10,7	35,7	35,7	23,9	1,5
PCR	0,0	40,0	23,1	21,5	15,4	100,0	0,0
PCA	0,8	10,1	12,4	51,9	25,6	59,7	13,2
PP	0,8	18,6	36,4	34,9	10,1	90,4	3,0
AC	0	0	0,7	17,6	81,8	8,7	0,0
SE	0	61,4	33,0	5,7	0	83,2	15,6
CB	0	87,2	10,5	2,3	0	81,4	0,0

Tabla 7-2: Uso porcentual de hayucos (Hy) y de troncos y ramas (T: tronco; GB: ramas de más de 5 cm de \emptyset ; B: ramas de 5-1 cm de \emptyset ; TW: ramas de menos de 1 cm de \emptyset). %L: porcentaje de tiempo de búsqueda dedicado en líquenes y musgos. %D: idem pero en superficies desnudas.

	%LTF	%LTQ	%LTWF
RI	#	#	14,3 **
PA	#	#	#
PCR	100,0 ***	#	#
PCA	100,0 ***	#	#
PP	100,0 ***	#	#
AC	#	#	5,9 ns
SE	94,1 ***	89,3 ***	#
CB	90,0 ***	89,5 **	#

Tabla 7-3: Porcentaje del tiempo dedicado a la búsqueda en líquenes del tronco del haya (%LTF). %LTQ: idem para el roble. %LTWF: porcentaje de tiempo dedicado a la búsqueda en los líquenes que cubren las ramas más finas de las hayas (TW; menos de 1 cm de ϕ). #: no considerado por escasez de datos. Al lado de los valores se muestran los resultados de los tests de la G obtenidos al comparar el porcentaje de empleo de dichos "recursos" con su disponibilidad (ver Figura 7-2).

	n		%		G-test
	F	Q	F	Q	
RI	105	28	78,9	21,1	ns
PA	61	18	77,2	22,8	ns
PCR	5	9	35,7	64,3	ns
PCA	42	77	35,3	64,7	ns
PP	82	79	50,9	49,1	ns
AC	116	29	80,0	20,0	ns
SE	44	105	29,5	70,5	ns
CB	46	41	52,9	47,1	ns

Tabla 7-4: Uso porcentual de los robles (Q) y las hayas (F) durante el invierno de 1983-1984. n: número de muestras. ns: ninguna especie difiere significativamente en el uso porcentual de árboles con respecto al uso mostrado en el invierno de 1986-1987 (tests de la G).

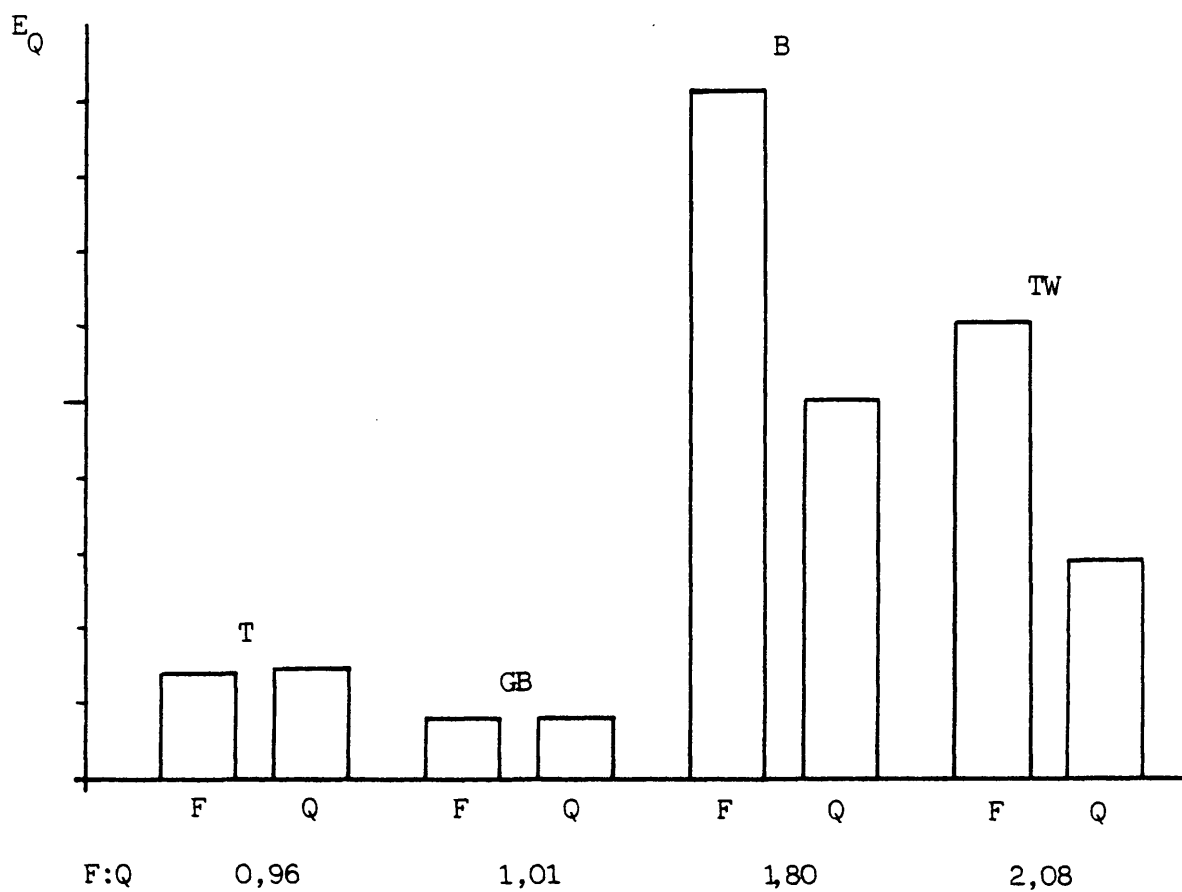


Figura 7-1: Superficie de sustratos (en m²) en el roble (Q) y haya (F).

T: tronco. GB: ramas con más de 5 cm de \varnothing . B ramas de 5-1 cm de \varnothing . TW: ramitas de menos de 1 cm de \varnothing . F:Q : cociente entre la superficie del haya y del roble.

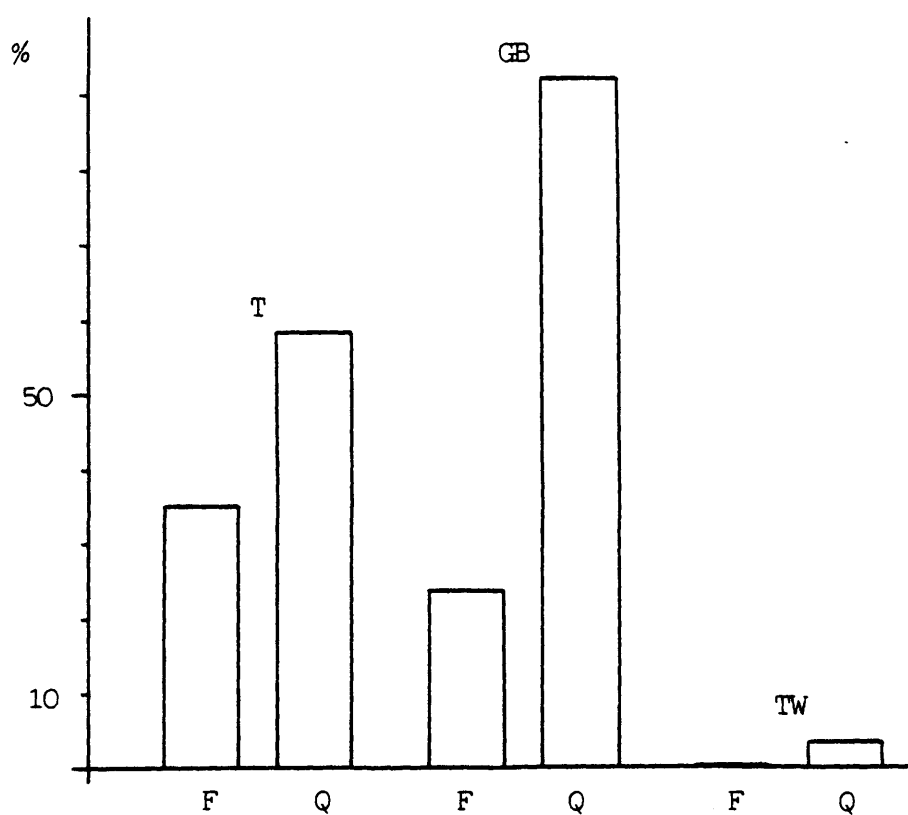


Figura 7-2: Cobertura de líquenes (y musgos -escasos- en el caso del tronco) en los troncos (T), ramas gruesas (diámetro superior a 5 cm; GB) y ramitas (TW; menos de 1 cm de \varnothing) de los robles y hayas.

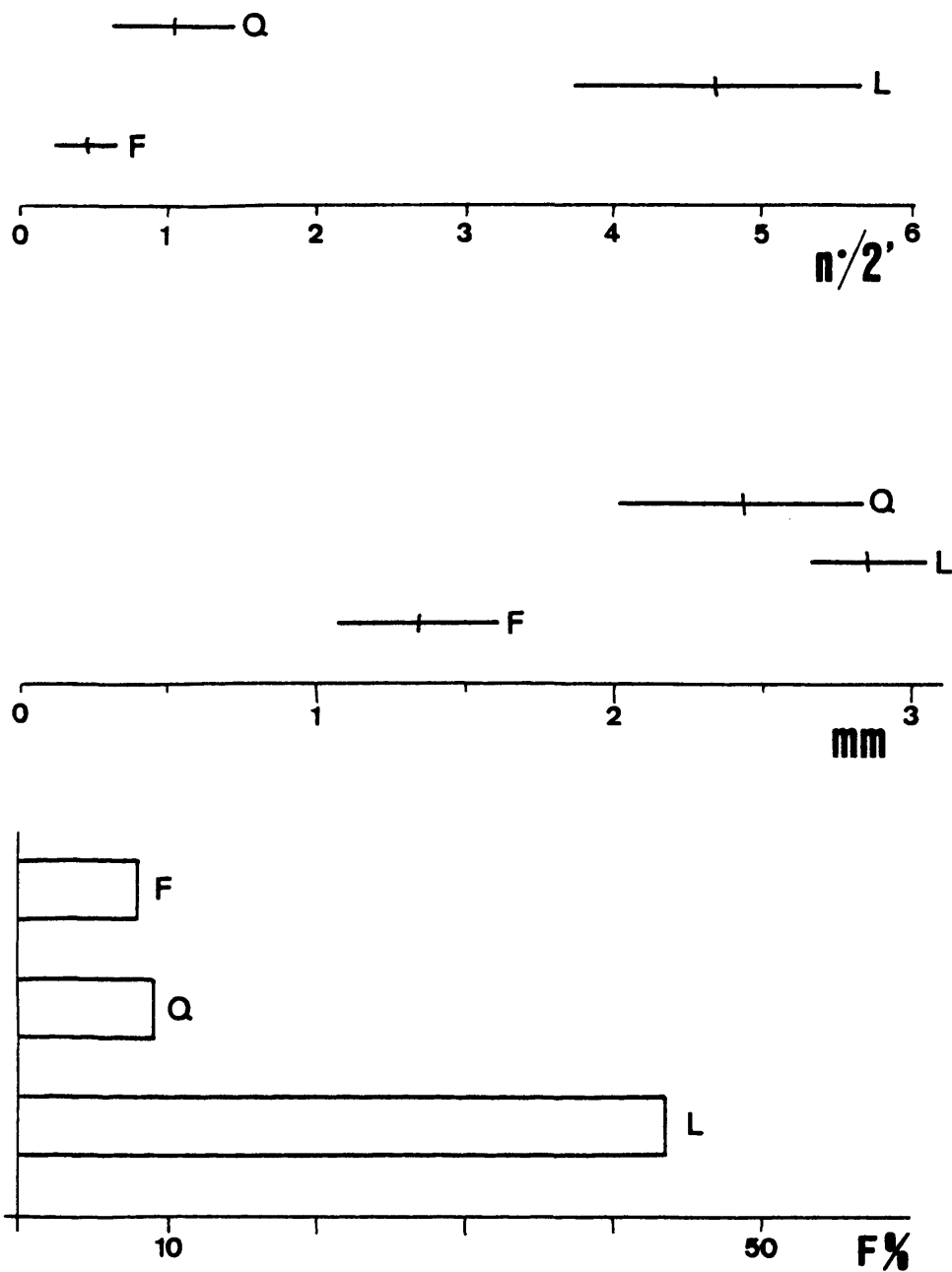


Figura 7-3: Abundancia de artrópodos de 1 mm o más de longitud (individuos/2' de observación), tamaño medio (mm) y frecuencia de arañas de 2 mm o más de longitud (presencia en las muestras de 2' de observación; F%) en las masas de líquenes (L), tronco desnudo de hayas (F) y tronco desnudo de robles (Q).

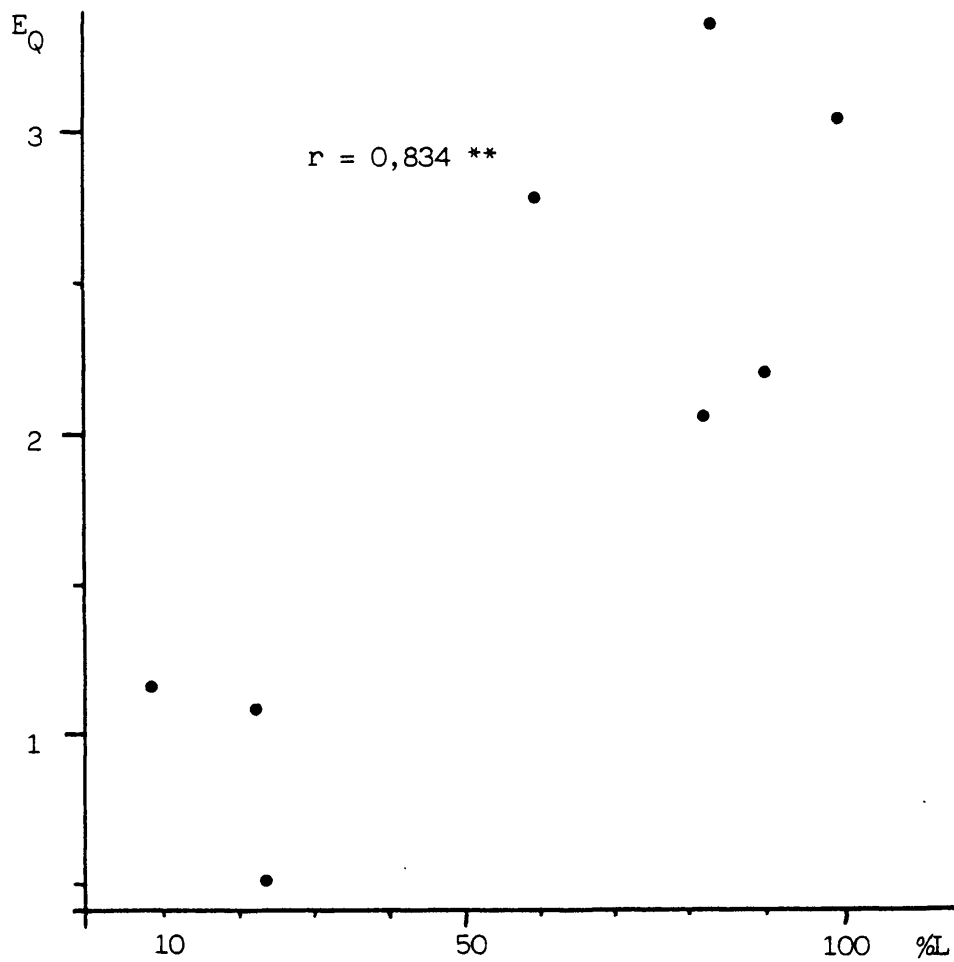


Figura 7-4: Relación entre la elejibilidad del roble (E_Q ; ver tabla 7-1) y el porcentaje de tiempo que las especies dedican a la búsqueda en líquenes (%L).

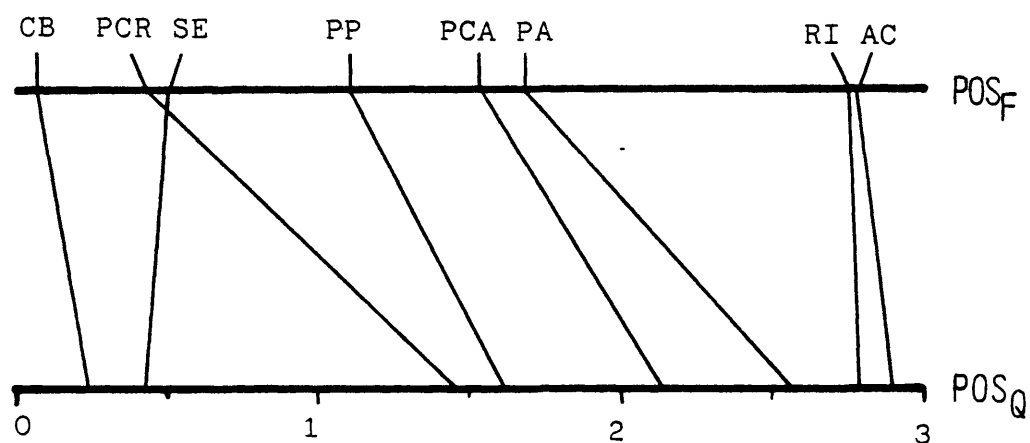


Figura 7-5: Posición media ponderada de las especies en un eje horizontal imaginario (tronco vs. ramitas) del roble (POS_Q) y del haya (POS_F). Para las siglas de las especies ver la tabla 7-1.

CAPITULO 8

RELACIONES ECOMORFOLOGICAS EN UN GRUPO DE AVES INSECTIVORAS FORESTALES DURANTE EL INVIERNO.

INTRODUCCION

Varios autores han analizado recientemente los patrones ecomorfológicos dentro de grupos muy limitados de aves, estudiando y comparando la ecología (selección de hábitat y comportamiento de búsqueda del alimento) con la morfometría (KARR y JAMES 1975, BAKER 1979, NORBERG 1979, LEISLER 1980, SCHULEMBERG 1983, NIEMI 1985). LEISLER y WINKLER (1984) indican que los estudios ecomorfológicos ya no requieren más sofisticación de análisis especialmente a nivel de empleo de técnicas multivariantes), sino repetición de trabajos con el fin de corroborar la validez y grado de generalización de las relaciones ya encontradas. Esto redundaría en un conocimiento más exacto del concepto autoecológico de nicho.

Las diferencias en la morfología de las especies han sido utilizadas en el estudio comparado de los patrones de organización de las comunidades de aves (ver revisiones de JAMES 1982, WIENS 1982 y 1983, LEDERER 1984), enfocando los aspectos organizativos dentro del contexto de las teorías competitivas. Pero a pesar de que esta aproximación morfológica al estudio de las ornitocenosis tiene ciertas ventajas (RICKLEFS y COX 1977), existen muy pocos trabajos que hayan analizado, por ejemplo, las relaciones entre diferencias morfométricas y segregación ecológica, o entre amplitud ecológica y especialización morfológica, obteniéndose a veces resultados poco claros o contradictorios (RICKLEFS y COX 1977, RICKLEFS y TRAVIS 1980, CARRASCAL 1985). Por este motivo se analizará en este trabajo si la morfología predice

los patrones de uso del espacio, amplitud de nicho y solapamiento interespecífico en un amplio grupo de aves insectívoras forestales (pariformes de Ulfstrand, 1977) estudiando reiteradamente desde una perspectiva competitiva (ver Alatalo 1982a y referencias allí dadas) pero no ecomorfológicas.

MATERIAL Y METODOS

El estudio del comportamiento de búsqueda del alimento de las especies analizadas se ha llevado a cabo en el norte de España (País Vasco; 43 07'N, 2 45'W), en una zona donde concurren durante el invierno 11 especies de pariformes (TELLERIA 1983). En dicha zona se muestrearon las dos formaciones forestales dominantes: plantaciones de Pinus radiata y bosques mixtos de Fagus sylvatica/Quercus spp. En cada uno de estos tipos de bosques se emplearon 19 horas en muestrear el uso del espacio de las aves. De cada individuo observado se anotó su situación en 9 sustratos, 5 alturas, 3 métodos de búsqueda en las ramas y 3 tipos de árboles (Pinus, Quercus y Fagus). Las observaciones se anotaron a intervalos de 30", considerando para cada individuo un máximo de 6 muestras y no más de 3 por árbol (ver CARRASCAL 1984c y MORRISON 1984). En el apéndice 1 se detallan las categorías ecológicas utilizadas y los resultados obtenidos. Para más detalles sobre las características del área de estudio y metodología empleada véase CARRASCAL y TELLERIA (1985 b).

El análisis morfológico se ha llevado a cabo con los datos biométricos osteológicos de las 11 especies, recogidos por MORENO (1985) sobre ejemplares ibéricos. Para cada especie se dispuso del esqueleto de un mínimo de 2 ejemplares y un máximo de 11 sobre los que se midieron 11 variables biométricas (ver apéndice 2). Los datos referentes a la biometría de ala, cola

y peso se han tomado de GEROUDET (1961) y DEMENTIEV y GLADKOV (1967).

Con la excepción de la anchura y longitud del pico, el resto de las variables biométricas se han dividido por la raíz cúbica del peso (AMADON 1943) con el fin de eliminar el efecto tamaño. Las variables indicadoras del tamaño del pico no se estandarizaron mediante este procedimiento, ya que las dimensiones de esta estructura parecen estar relacionadas con el tamaño de las presas consumidas (HESPENHEIDE 1973, GUITIAN 1985). Como índice de la finura del pico se ha obtenido el cociente entre su longitud y su anchura. Debido a la estrecha relación entre la longitud del fémur y el peso de estas aves ($r:0,925$; $n=11$; $p<0,001$), se ha obtenido el índice longitud del tarso-metatarso/longitud del fémur (LTA/LF), que además de proporcionar una medida relativa del tarso-metatarso respecto al tamaño corporal, tiene un mayor carácter funcional (SPRING 1965).

En el análisis de las matrices de datos se ha utilizado el análisis de componentes principales (ACP; COOLEY y LOHNES 1971, NIE et al. 1975) con el fin de obtener patrones de covariación entre las variables indicativas de patrones ecológicos y morfológicos.

Todas las variables biométricas se transformaron logarítmicamente, con lo cual se evita en gran medida los problemas derivados de aplicar técnicas multivariantes a matrices de cocientes ($\log(a/b) = \log a - \log b$; ATCHLEY et al. 1976). En general, esta metodología de análisis de la matriz biométrica es muy similar a la utilizada por otros autores (LEISLER 1980, JAMES 1982, LEISLER y WINKLER 1984, NIEMI 1985), aunque discrepa de RICKLEFS y TRAVIS (1980) y MILES y RICKLEFS (1984) por estandarizar las medidas biométricas en relación con el tamaño corporal. El hecho de no haber utilizado las variables biométricas en valor absoluto, se debe a que el primer factor

resultante de aplicar el ACP es invariablemente un "factor tamaño" en gran medida tautológico (ver además LEISLER 1980 y JAMES y MCCULLOCH 1985).

En el análisis de la matriz ecológica, todas las categorías de uso del espacio se transformaron logarítmicamente ($z' = \log(z+1)$; SOKAL y ROHLF 1979) previamente a la aplicación del ACP. Aunque esta metodología presenta ciertos inconvenientes (MILES y RICKLEFS 1984), se ha utilizado habida cuenta de que proporciona resultados muy similares a los obtenidos con otras técnicas estadísticas más apropiadas (contrástense los factores obtenidos por HOLMES *et al.* 1979 y los de MILES y RICKLEFS 1984), y de la potencia descriptiva y exploratoria del ACP (ver trabajos y discusiones en CAPEN 1981). Además, numerosos autores han utilizado el ACP para matrices de frecuencias obteniendo gradientes de gran sentido biológico (ver CARRASCAL y TELLERIA 1985b y referencias allí dadas).

La disimilitud en el empleo del espacio (medida inversa al solapamiento) se ha calculado por medio de 100-PS, donde PS es el índice de similitud de porcentajes (RENKONEN 1938):

$$PS = \sum \min(P_{1i}, P_{2i}) \times 100$$

donde P_{1i} y P_{2i} son los porcentajes de la especie 1 y 2 en la categoría i . La amplitud de uso de espacio en las cuatro dimensiones consideradas (sustratos, alturas, métodos de búsqueda en ramas y tipos de árboles) se ha medido mediante $e^{H'}$, donde $H' = -\sum p_i \ln p_i$ y p_i es la proporción de la especie en la categoría i (véase Hill 1973).

RESULTADOS

Análisis morfológico.

En la tabla 8-I se muestra el resultado del ACP con las 11 variables biométricas del apéndice 1. La primera componente CPm-1 es, en general, un factor tamaño (tanto absoluto como relativo), ya que se correlaciona inversamente con el peso, la longitud y anchura del pico, la longitud del húmero y esternón y la longitud del sinsacro. Además se relaciona positivamente con la longitud relativa del taso y cola. Es decir, las especies grandes presentan tarsos y colas relativamente cortos. El elevado porcentaje de varianza que explica esta componente (43%) indica que es un factor de covariación morfológica muy importante. En la figura 8-1 se observa que A. caudatus y los dos Regulus son las especies con tarsos relativamente más largos y menor peso, mientras que S. europea es la más grande y con tarso más corto. Dentro del G. Parus, P. major es el ave de mayor tamaño y tarso más corto, mientras que lo contrario ocurre con P. palustris y P. ater.

La segunda componente (CPm-2; 26%) constituye un factor finura y longitud del pico ya que se correlaciona inversamente con estas variables. Además se relaciona negativamente con la longitud relativa del tarso. C. brachydactyla y los dos Regulus son las especies con los picos más finos, mientras que P. major, P. palustris y P. caeruleus tienen picos cortos y anchos.

Por último, CPm-3 (13%) se correlaciona únicamente con la anchura del sinsacro. El G. Parus presenta los sinsacros relativamente más anchos mientras que S. europaea y A. caudatus los más estrechos.

En conjunto los tres factores explican la gran mayoría de la variabilidad morfológica del grupo (81% de la varianza inicial), lo cual indica que resumen efectivamente el volumen morfológico ocupado por estas especies insectívoras forestales. Las familias de las especies estudiadas aparecen marcadamente segregadas, no existiendo superposición entre los géneros de una misma familia (figura 8-1).

Análisis ecomorfológico.

La figura 8-2 ilustra la situación de las especies en los 4 primeros factores ecológicos resultantes de aplicar el ACP a la matriz ecológica (apéndice 1). CPe-1 es un factor "situación en el eje horizontal del árbol" ya que opone la explotación en el tronco o ramas gruesas (partes proximales del árbol) al empleo de las ramas más finas, acículas y arbustos (porciones distales y follaje). Además asocia el revoloteo a la búsqueda en el follaje.

CPe-2 es una componente "composición florística del arbolado", del tipo caducifolio vs. coníferas, indicando además que la caza aérea de insectos se relaciona con la utilización del pino. CPe-3 es un factor "altura de búsqueda del alimento". Por último CPe-4 caracteriza el empleo del suelo por parte de las especies que en los árboles buscan en las ramas de diámetro medio utilizando posturas horizontales.

Con el fin de conocer las relaciones existentes entre morfología y uso del espacio, se ha correlacionado la situación de las especies en los factores ecológicos con las variables biométricas y factores morfológicos (ver tabla 8-II).

La situación de las especies en el eje horizontal del árbol (tronco vs.

follaje y ramitas; CPe-1) se relaciona negativamente con el peso, anchura del pico y longitud del húmero, mientras que lo hace positivamente con la longitud relativa del tarso. Es decir, las aves que explotan las porciones distales de los árboles y el follaje (tanto arbóreo perennifolio de los pinos como arbustivo) son, en general, pequeñas y tienen un tarso relativamente largo. Las que están ligadas en su alimentación al tronco son grandes y con tarso cortos. Por tanto, y considerando los resultados bivariantes, este patrón ecológico está estrechamente relacionado con el primer factor morfológico ($p < 0,01$), no guardando relación con las demás componentes.

Efectuando un análisis de correlación parcial entre la situación de las especies en el eje horizontal del árbol (CPe-1) y el peso, la anchura del pico y la longitud del húmero, excluyendo el efecto de la longitud relativa del tarso, se obtienen relaciones no significativas ($p > 0,1$ en las tres correlaciones). Esto indica que la única variable morfológica realmente asociada con el primer factor ecológico es la longitud relativa del tarso, siendo las demás significativas de modo indirecto a través de ella. En la figura 8-3 se ilustra la relación directa entre el primer factor ecológico y el tarso. Salvo P. ater y C. brachydactyla las restantes especies se ajustan estrechamente a la línea de regresión entre las dos variables. P. ater explota el follaje y porciones distales de los árboles en mayor medida de lo que le correspondería si se considera la longitud relativa de su tarso. C. brachydactyla explota el tronco con mayor intensidad de lo que le correspondería teniendo en cuenta el tamaño de su tarso. S. europaea y el G. Regulus ocupan posiciones extremas en este patrón ecomorfológico.

Ni la selección de los árboles (CPe-2) ni la situación en el eje vertical del árbol (CPe-3) se relacionan con las variables biométricas o con los

factores morfológicos. En consecuencia, la morfología no determina, al menos en estas especies, la distribución de las aves en los diferentes árboles ni en las alturas dentro de los mismos.

Por último, la explotación del suelo y de las ramas de diámetro intermedio (CPe-4) se relaciona con el segundo factor morfológico (CPm-2: pico largo y fino y tarso largo), siendo la relación C/AM la única variable morfológica responsable de esta asociación. Hay que destacar que dentro de este grupo de aves, la longitud del tarso no se correlaciona directamente y de modo significativo con la explotación del suelo.

Relaciones entre solapamiento, amplitud y morfología

En la figura 8-4 se ilustra la amplitud de uso de sustratos (AS) se correlaciona inversamente con el grado de especialización morfológica dentro del grupo estudiado (ESM; la especialización morfológica se ha medido mediante la distancia euclídea entre la situación de cada especie en el espacio factorial determinado por las tres primeras componentes morfológicas y el origen de dicho espacio; CPm-1=0, CPm-2=0 y CPm-3=0). Esto es, las aves que muestran un mayor grado de especialización morfobiométrica explotan un espectro de recursos más reducido (menor amplitud). No se han obtenido correlaciones significativas con la amplitud de uso de métodos de búsqueda del alimento en las ramas, alturas dentro de la vegetación y tipos de árboles ($p > 0,1$ en las tres correlaciones).

Con el fin de conocer si la segregación interespecífica en el uso del espacio viene determinada por las distancias morfológicas, se ha correlacionado la distancia euclídea entre todas las especies considerando las 11

variables biométricas, y la disimilitud porcentual en el empleo de sustratos (única dimensión ecológica asociada con la morfología; $100-PS$, donde PS es el índice de similitud porcentual). Considerando a las 11 especies se obtiene una correlación altamente significativa ($r=0,560$, $n=55$ disimilitudes, $p < 0,001$). Es decir, las especies que más difieren en su ecología tienden a estar más separadas en su morfología, siendo ésta por lo tanto un buen predictor de la segregación ecológica. No obstante dicha segregación, a nivel morfológico, sólo explica una pequeña parte de la segregación ecológica ($R^2 \times 100=31,4\%$).

Restringiendo el análisis anterior al género Parus se obtiene que no existe correlación significativa entre segregación ecológica y morfológica ($r=-0,077$, $n=10$, $p < 0,5$). No obstante, repitiendo el análisis de modo univariante con cada variable biométrica se obtiene que la diferencia interespecífica en la forma del pico (C/AM) explica en buena medida la segregación en el uso de sustratos ($r=0,794$, $n=10$, $p < 0,01$; $R^2 \times 100=63,1\%$; ver Figura 8-5).

DISCUSION

Los resultados de este trabajo manifiestan una estrecha relación entre la morfología y el comportamiento de búsqueda del alimento, resultados que coinciden con los de otros autores (KARR y JAMES 1975, RICKLEFS y COX 1977 NORBERG 1979, LEISLER y WINKLER 1984, MILES y RICKLEFS 1984) que han trabajado con especies distintas pero empleando una aproximación similar. Hay que destacar el éxito en cuanto a la elección de las variables biométricas pues explican una alta proporción de la variabilidad ecológica y separan netamente a los distintos géneros y familias. De entre ellas, las que tienen

mayor valor predictivo son la longitud relativa del tarso-metatarso y la morfología del pico.

El tarso es más corto en aquellas especies que explotan preferentemente superficies verticales (SPRING 1965, JAMES 1982, LEDERER 1984 y referencias allí dadas). Esto se explica ya que el acortamiento del segmento distal de la pata optimiza la acción de la musculatura del miembro posterior, que es la que contrarresta el efecto del peso. Un acortamiento del tarso produce una disminución de la distancia entre el centro de gravedad del animal y la superficie de desplazamiento, con lo cual es menor el esfuerzo muscular que supone aferrarse al tronco y mantener el cuerpo cerca de él.

Por otra parte, los tarsos largos no se relacionan con una locomoción cursora, sino que lo hacen con el uso del follaje tanto arbóreo como arbustivo siendo el suelo para estas especies un modo alternativo de explotación. Los tarsos largos permiten a las aves tener un mayor radio de acción en la búsqueda del alimento en el follaje (SCHULENBERG 1983).

Por lo que respecta al pico, los trabajos relativos a sus relaciones ecomorfológicas son conflictivos. Las aves suelen tener picos que guardan relación con los métodos de alimentación y no con el tamaño de la presa (ver revisiones de JAMES 1982 y LEDERER 1984). Este trabajo parece apoyar esta idea, ya que la morfología del pico (longitud y finura) se relaciona directamente con la simplicidad volumétrica de los sustratos explotados. Así, las aves que utilizan las ramas y el suelo (búsqueda sobre superficie) presentan picos cortos y poco finos (A. caudatus y Parus spp., salvo P. ater). Por contrario, es largo y afilado en C. brachydactyla (búsqueda en intersticios del tronco) y Regulus spp. y P. ater (follaje arbustivo y acicu-

lar; sustratos volumétricamente más complejos).

Las diferencias morfológicas intrangénéricas en Parus parecen estar asociadas a modificaciones adaptativas relacionadas con la forma y tamaño del pico. Debido a que la segregación interespecífica en este género no se correlaciona con las diferencias en la longitud relativa del tarso-meta-tarso (locomoción por distintos tipos de perchas; $r=0,07$, n.s.), cabe predecir, considerando la relación tamaño de presa/morfología del pico (HESPENHEIDE 1973, GUITAN 1985), que su diferenciación morfológica se ha producido a nivel trófico (picos de presa y métodos de captura).

La ausencia de relaciones ecológicas con la morfología del ala, cola y sinsacro indicaría que las fuerzas adaptativas con manifestaciones ecológicas no se traducen en modificaciones en dichas estructuras, en contraste con lo que encuentran otros autores (LEISLER 1980, LEISLER y WINKLER 1984). Esto es debido a que las modificaciones adaptativas encaminadas a la explotación de los recursos, difieren con respecto a los de otras comunidades, habida cuenta de las diferencias de la estructura del medio, familias estudiadas y tipos de recursos estudiados.

El hecho de que el empleo de sustratos de alimentación y métodos de búsqueda estén estrechamente relacionados con la morfología de las aves, y que el uso de especies arbóreas y alturas dentro de la vegetación no covarie con la morfología, implica que las aves seleccionan los caracteres adaptativos relacionados con la explotación de un espectro limitado de recursos. Es decir, no han modificado su morfología para adaptarse a la utilización de recursos (sensu lato), complejos estructuralmente, que contengan muchos sustratos con requerimientos morfológicos distintos e incluso opuestos; así las especies arbóreas y los intervalos de altura dentro de

la vegetación contienen troncos, ramas gruesas, ramitas, follajes, etc.. Los resultados de este trabajo confirman la hipótesis de restricción morfológica en el empleo de recursos discretos y muy definidos (MacARTHUR 1972, MORSE, 1978, ALATALO 1982b, CARRASCAL 1984b, apuntan esta idea).

La razón de que la morfometría no esté relacionada con la selección de especies arbóreas, a pesar de que esta dimensión del nicho espacial contribuye en gran medida a la segregación interespecífica, puede indicar que su importancia estriba en mecanismos puramente ecológicos, donde la competencia interespecífica (CARRASCAL y TELLERIA 1985 b encuentran un solapamiento en esta dimensión mucho menor del que cabría esperar por azar) o selección por un determinado grupo de presas que restringen su distribución a especies de árboles muy concretas (p.ej. HOLMES y ROBINSON 1981, ROBINSON y HOLMES 1984), desempeñan un papel preponderante.

Las relaciones altamente significativas entre especialización morfológica y amplitud del uso del espacio (sustratos), y entre diferencias morfométricas y segregación interespecífica, apoyan la idea, apuntada por RICKLEFS y COX (1977) y RICKLEFS y TRAVIS (1980), de que las aproximaciones morfológicas al estudio de ornitocenosis puede desempeñar un papel importante en la comprensión de su estructura y organización. Así mismo indican que, al menos para este grupo de aves (pariformes), no es necesario recurrir a hipótesis competitivas para explicar las diferencias ecológicas interespecíficas observadas. No obstante, el bajo coeficiente de determinación obtenido en la relación ecomorfológica entre disimilitudes morfométricas y de uso de sustratos ($R^2 = 0,314$) no excluye la posibilidad de que pueda influir la competencia.

Aunque las variaciones morfológicas intraespecíficas en las especies

aquí estudiadas son muy escasas (MORENO 1985), las relaciones ecomorfológicas son más flexibles a juzgar por el gran espectro de recursos que pueden explotar bajo diferentes situaciones ambientales (GRUBB 1975, ALATALO 1982 c, CARRASCAL 1986b) o competitivas (ALATALO 1981, MORENO 1981, ROLANDO 1983, CARRASCAL 1984b, ALATALO et al. 1985). Por tanto, las relaciones ecomorfológicas encontradas no deben considerarse universales debido a variaciones en las condiciones ambientales, productivas o bióticas (competencia inter o intraespecíficas, depredación).

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos en este trabajo permiten concluir lo siguiente:

- Existe una fuerte relación entre el comportamiento de búsqueda del alimento y la morfología de las especies estudiadas, en donde la longitud relativa del tarso-metatarso y la morfología del pico son las variables de mayor valor predictivo.
- Las relaciones ecomorfológicas sólo se dan a nivel de sustratos y métodos de búsqueda y no con la identidad específica de los árboles ni con las alturas dentro de la vegetación.
- La morfología predice en buena medida las amplitudes de uso del espacio y los solapamientos interespecíficos.
- No es necesario invocar la competencia interespecífica para explicar las diferencias ecológicas encontradas.

	RR	RI	PHC	PA	PCR	PP	PCA	PM	AC	SE	CB
S	0	0	1,6	11,8	39,3	10,2	15,1	46,3	0	5,1	0
U	10,7	25,0	22,2	11,8	1,9	0	2,3	9,1	1,1	0	0
A	2,8	1,7	41,3	0,5	0	0	0	0	0	0	0
T	0	0	0	2,8	11,2	9,1	2,3	3,3	0	51,5	85,6
GGB	0	0	0	0	0,9	4,6	2,3	2,5	0	19,2	5,0
GB	0,3	0	1,6	1,4	6,5	14,8	2,3	6,6	0	18,2	4,1
B	9,3	5,7	3,2	7,1	14,0	46,6	54,7	18,2	13,6	6,1	1,7
TW	45,2	63,6	25,4	25,0	23,4	14,8	20,9	10,7	85,2	0	0
N	31,7	4,0	4,8	30,2	0	0	0	0	0	0	0
H1	15,1	33,6	27,1	3,8	14,8	21,5	18,7	20,0	23,3	10,5	40,0
H2	24,7	30,5	25,0	21,9	23,0	24,0	25,3	34,1	29,1	26,3	20,8
H3	29,7	25,2	41,7	17,5	27,9	34,2	41,3	32,9	34,9	33,7	29,2
H4	22,8	10,7	0	31,3	24,6	17,7	6,7	9,4	12,8	28,4	6,7
H5	7,7	0	6,3	25,6	9,8	2,5	8,0	3,5	0	1,0	3,3
GL	63,7	64,4	93,1	53,5	70,4	83,3	66,7	90,1	82,4	45,9	0
HG	26,2	6,7	3,5	33,4	9,3	5,1	23,6	4,4	8,2	2,0	10,1
H0V	10,2	28,9	3,4	0	0	0	0	0	3,5	0	0
PR	69,3	34,6	100,0	81,4	93,4	0	0	29,4	0	0	46,7
F	17,3	40,8	0	14,9	0	53,9	41,3	51,8	75,0	19,4	29,2
Q	11,8	6,9	0	3,7	6,6	44,9	53,3	17,7	15,9	80,7	22,5

Apéndice 1: Uso del espacio por las especies.

S: suelo. U: arbustos. A: aire (caza aérea de artrópodos). T: tronco. GGB: ramas de más de 10 cm de ϕ . GB: ramas de 5 a 10 cm de ϕ . B: ramas de 1-5 cm de ϕ . TW: ramitas de menos de 1 cm de ϕ . N: acículas. H1-H5: clases de alturas dentro de la vegetación a intervalos de 4 m. GL: postura de búsqueda horizontal. HG: colgante. H0V: revoloteo sobre sustrato. PR: pino. F: haya. Q: roble.

RR: Regulus regulus.

RI: Regulus ignicapillus.

PHC: Phylloscopus collybita.

PA: Parus ater.

PCR: Parus cristatus.

PCA: Parus caeruleus.

PP: Parus palustris.

PM: Parus major.

AC: Aegithalos caudatus.

SE: Sitta europaea.

CB: Certhia brachydactyla.

Apéndice 2: Variables biométricas consideradas:

W: peso

C: culmen

AM: anchura maxilar

C/AM: índice de finura del pico (longitud entre anchura)

LQ': longitud relativa* de la quilla

LH': longitud relativa* del húmero

LTA/LF: longitud del tarso-metatarso entre la longitud del femur

LS': longitud (mayor) relativa* del sinsacro

DA': anchura relativa* del sinsacro (distancia antitrocantérea)

ALA': longitud relativa* del ala

COLA': longitud relativa* de la cola.

*: resultante al dividir una medida lineal por la raíz cúbica del peso
(ver AMADON 1943).

	PC1m	PC2m	PC3m
W	-0,787**	0,534	0,278
C	-0,772**	-0,602*	-0,066
AM	-0,717*	0,537	0,401
C/AM	-0,320	-0,852**	-0,294
LQ'	-0,694*	-0,392	0,309
LH'	-0,786**	0,398	-0,298
LTA/LF	0,678*	-0,674*	-0,045
LS'	-0,708*	-0,149	-0,295
DA'	0,392	0,420	-0,691*
ALA'	0,492	-0,404	0,427
COLA'	0,670*	0,132	0,346
Autovalor	4,737	2,808	1,383
$\% \sigma^2$	43,066	25,526	12,569
$\Sigma \% \sigma^2$	43,066	68,593	81,162

Tabla 8-1: Análisis de las Componentes Principales con las variables morfo-biométricas (ver Apéndice 2 para el significado de las siglas).

	PC1e	PC2e	PC3e	PC4e
W	-0,665*	-0,263	0,087	0,270
C	-0,517	0,349	-0,020	-0,582
AM	-0,636*	-0,228	0,000	0,437
C AM	-0,121	0,459	-0,022	-0,825**
LQ'	-0,291	0,333	-0,118	-0,081
LH'	-0,759**	0,115	0,332	0,293
LTA LF	0,781**	0,182	-0,326	-0,365
LS'	-0,568	0,295	0,165	-0,239
DA'	0,229	0,102	0,422	0,392
ALA'	0,398	-0,296	-0,210	-0,234
COLA'	0,263	-0,393	-0,365	-0,118
PC1m	0,735**	-0,186	-0,143	0,020
PC2m	-0,273	-0,409	0,238	0,748**
PC3m	-0,016	0,374	-0,452	0,046

Tabla 8-2: Correlaciones entre las variables morfobiométricas (ver Apéndice 2 para sus siglas) y los factores morfobiométricos (PC1m, PC2m, PC3m; ver tabla 8-1 para su significado), y los factores ecológicos del uso del espacio (PC1e, PC2e, PC3e y PC4e; ver Figura 8-2).

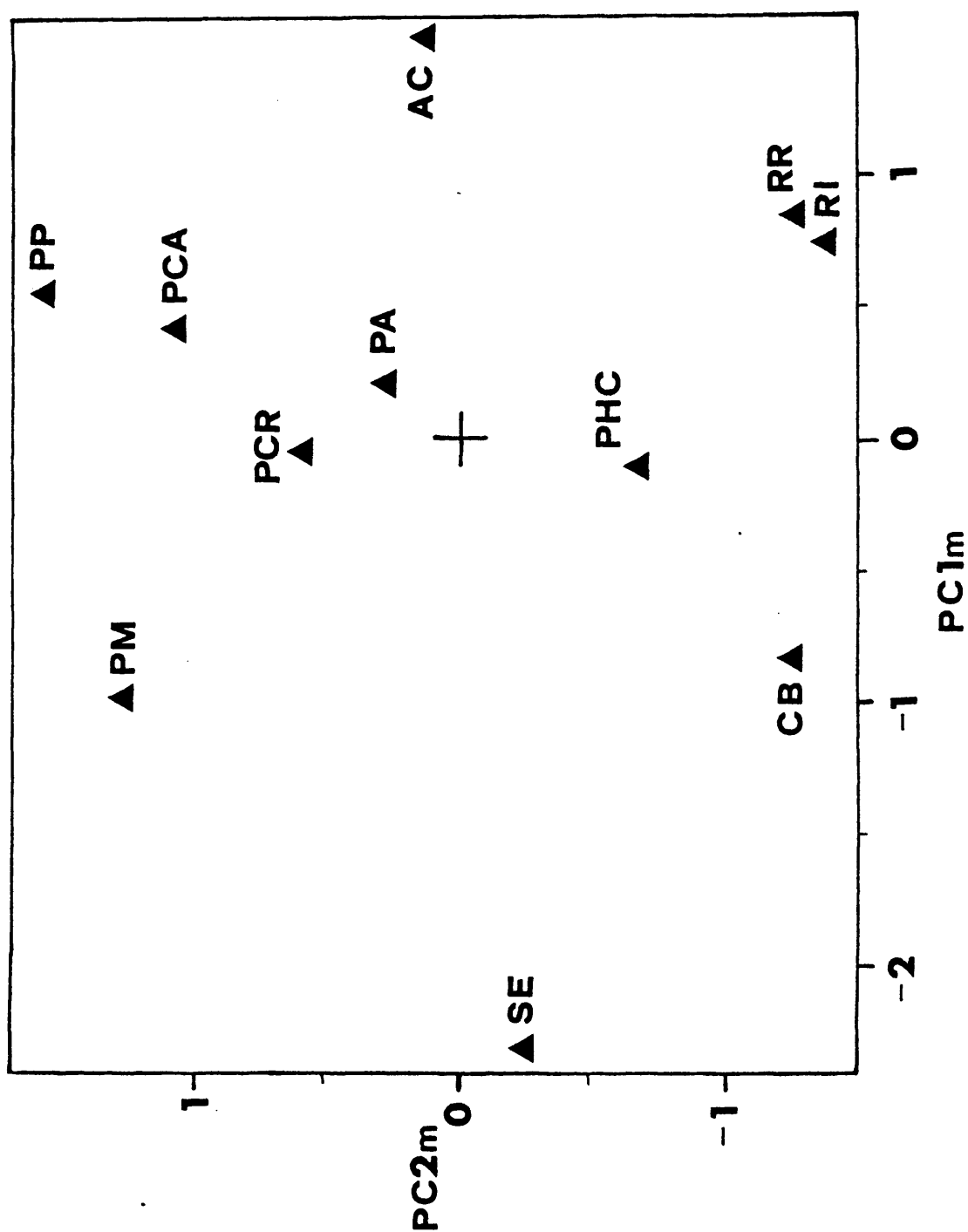


Figura 8-1: Situación de las especies en el plano definido por los dos primeros factores del análisis morfobiométrico (ver tabla 8-1). Para los símbolos de las especies ver el Apéndice 1.

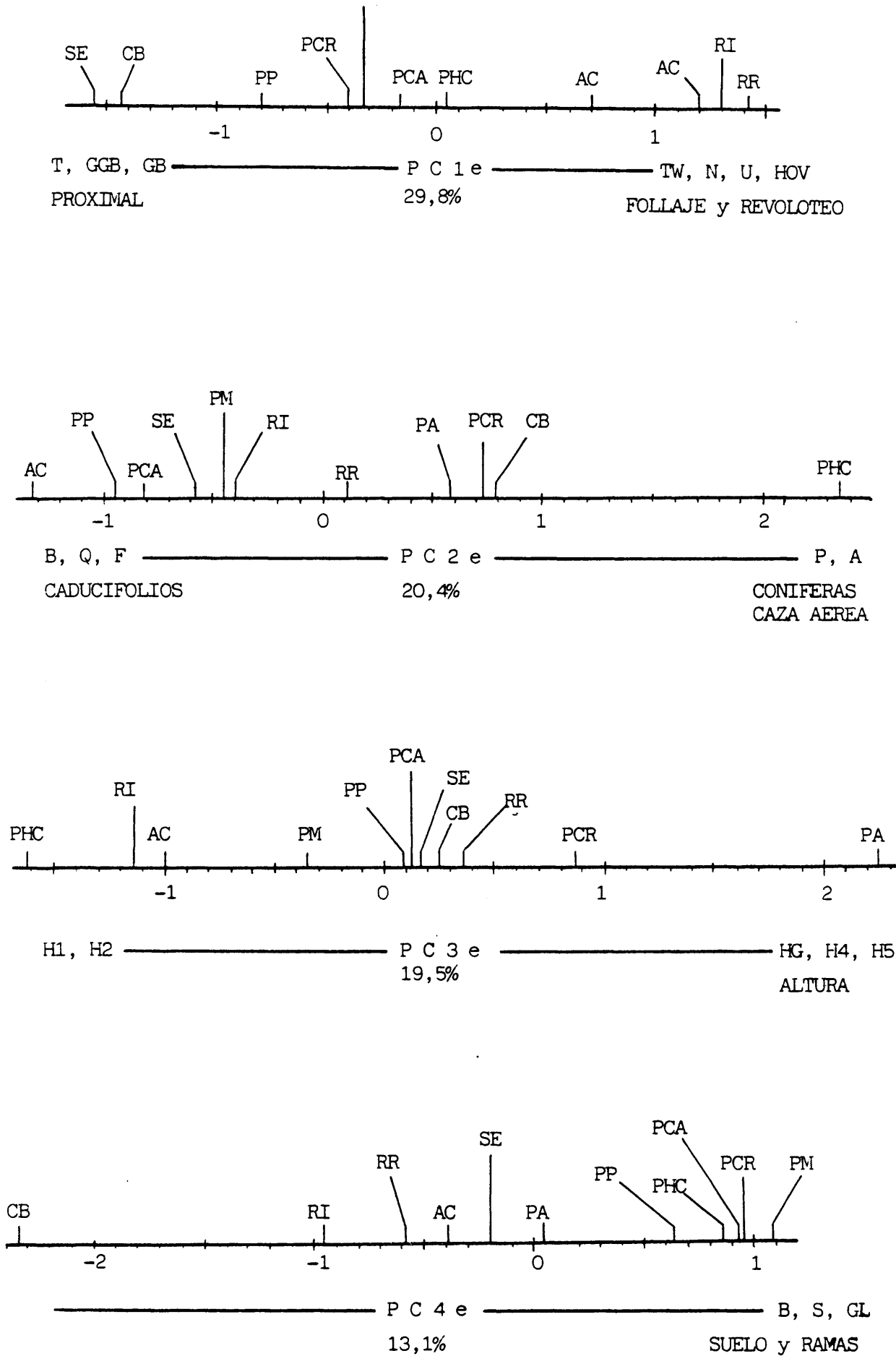


Figura 8-2: Resultado del Análisis de las Componentes Principales con la matriz del Apéndice 1. Se da la situación de las especies en los cuatro factores ecológicos considerados. Para las siglas de las especies ver el Apéndice 1.

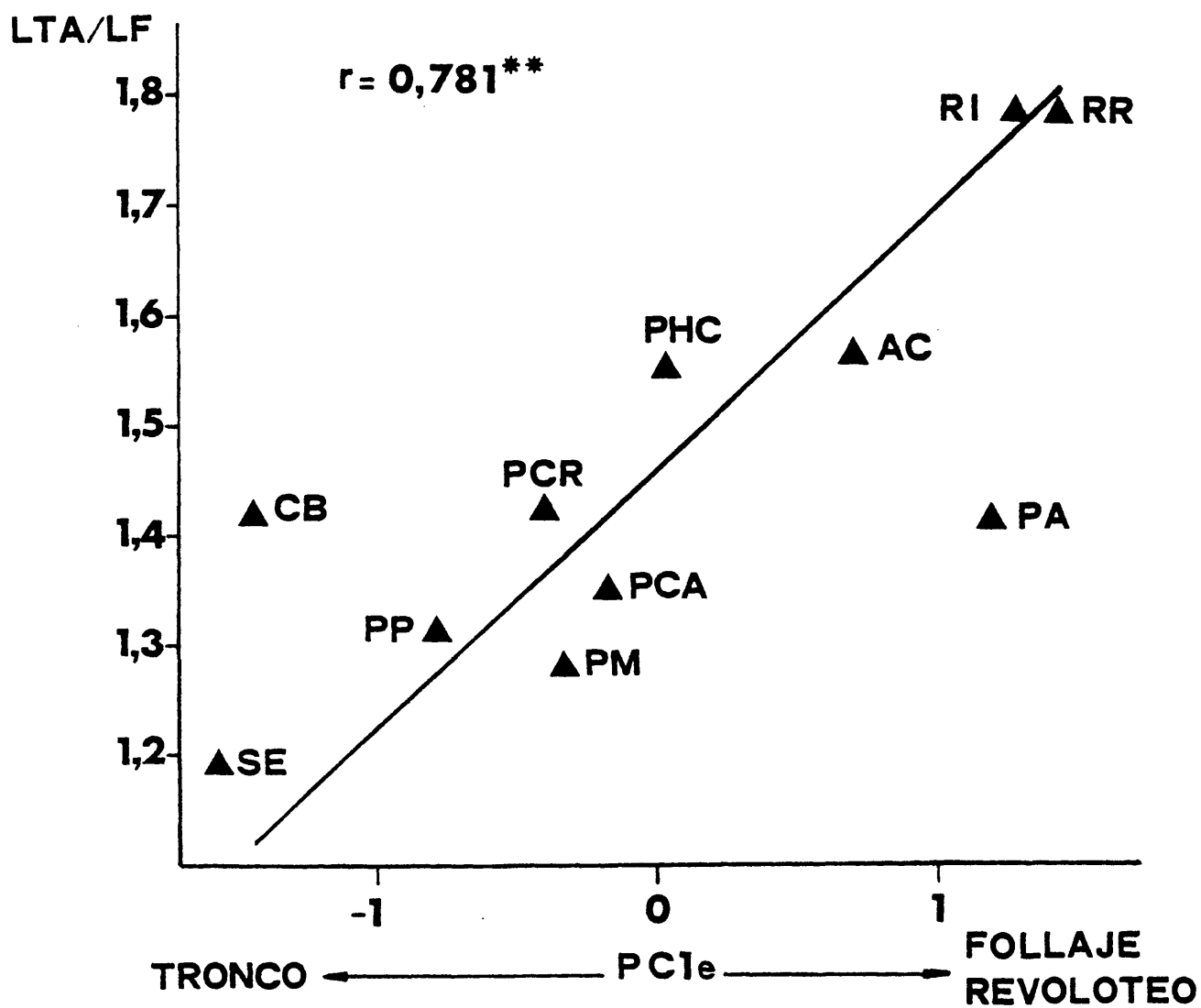


Figura 8-3: Relación entre la situación de las especies en el primer factor ecológico (PC1e) y la longitud relativa del tarso (LTA/LF).

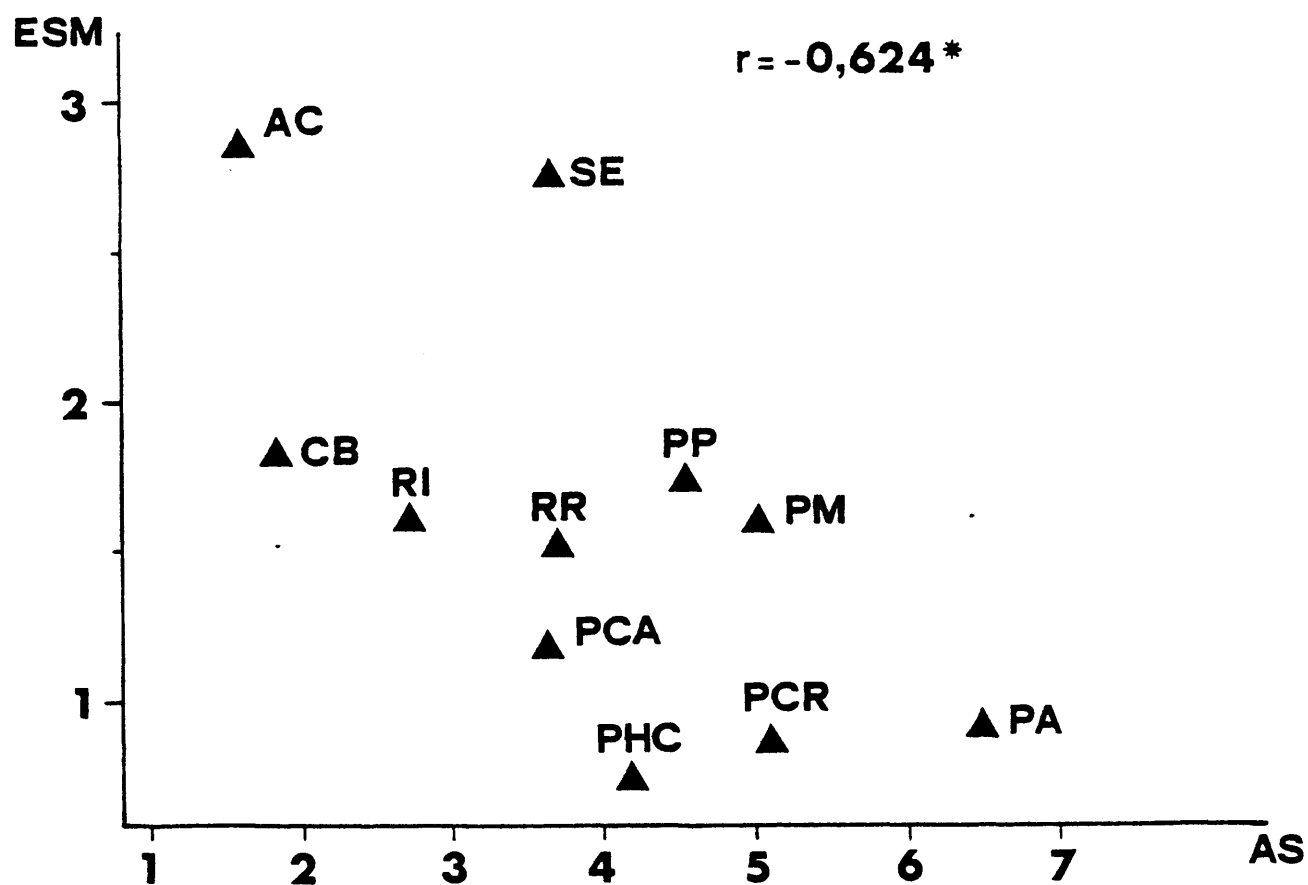


Figura 8-4: Relación entre la especialización morfológica de las especies (ESM) y la amplitud de uso de sustratos (AS). Para las siglas de las especies ver el Apéndice 1.

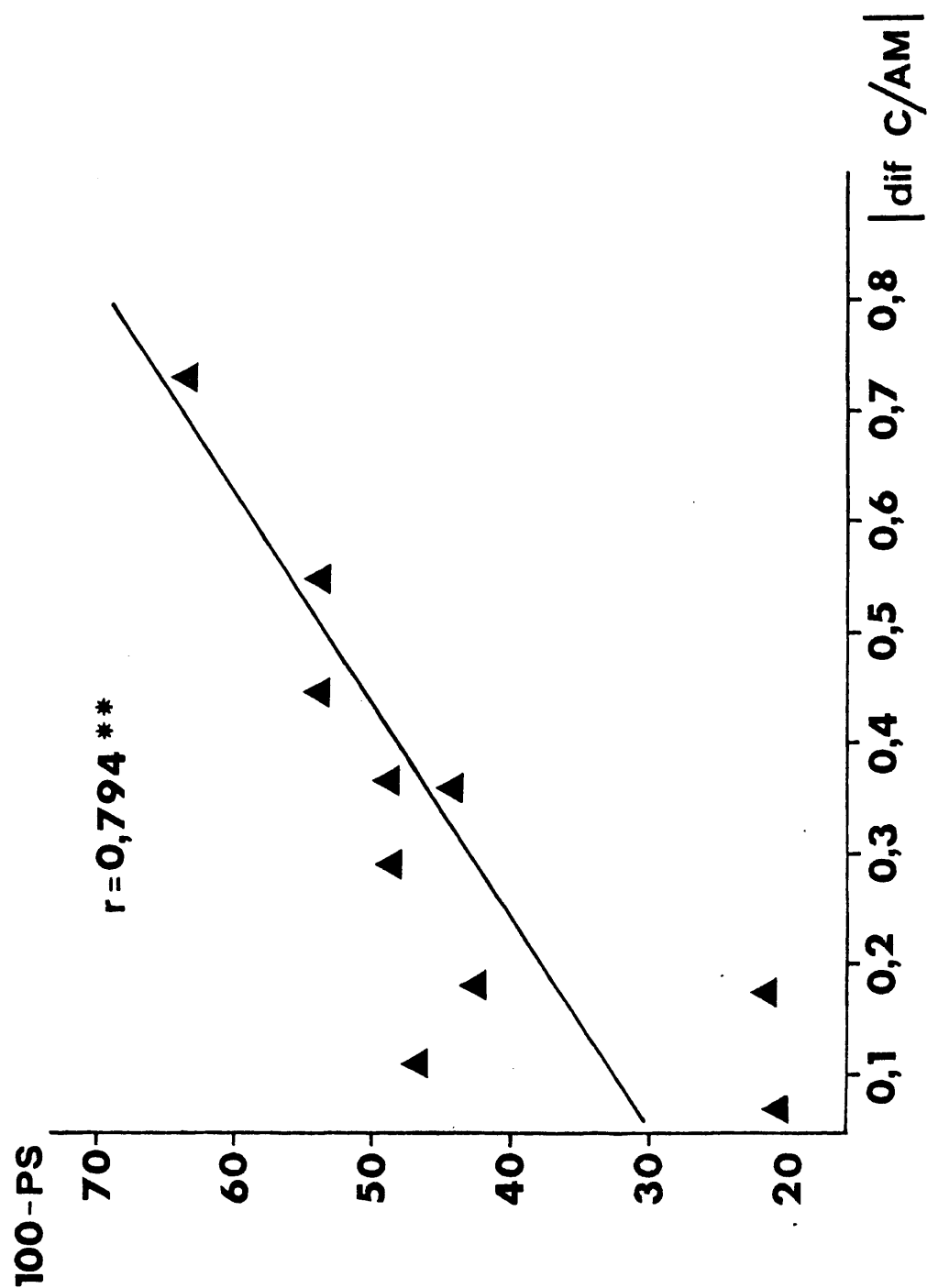


Figura 8-5: Relación entre la disimilitud en el uso de sustratos (100-PS) entre las especies del género Parus y las diferencias existentes entre el índice de finura de sus picos (en valor absoluto; |dif C/AM|).

CONCLUSIONES GENERALES

A lo largo de las ocho partes de que se compone esta tesis doctoral se han obtenido una serie de conclusiones que se sintetizan brevemente a continuación.

- Existe una estrecha relación entre avifauna y estructura de la vegetación que se manifiesta en una fuerte selección de hábitat en la gran mayoría de las especies (ocupación diferencial de los diferentes sectores ambientales)

- Las variables medidoras de la estructura de la vegetación predicen en muy buena medida los niveles poblacionales de las especies y la estructura de sus ornitocenosis dentro de un contexto biogeográfico amplio (escala regional paisajística), con lo cual es posible modelizar sus respuestas a ambientes heterogéneos (CAPITULO 1).

- A nivel intrahábitat, las características de la vegetación tienen un elevado nivel predictivo de las variaciones que se producen en la abundancia de las especies (campiñas y pinares; CAPITULOS 2 y 4).

- No obstante, en las landas montanas, debido a su inestabilidad climatológica y a que sus "recursos estructurales" no son limitantes, la densidad de las especies y la estructura de la ornitocenosis es impredecible, denotando este hecho que dicho medio está insaturado en especies e individuos, a pesar de que las aves efectúen una fuerte selección de hábitat. Esto es, las aves al distribuirse no ocupan todos los hábitats disponibles teniendo en cuenta sus preferencias (CAPITULO 3).

- La organización de la ornitocenosis ligada a las campiñas varía estacionalmente, pasando de un estado altamente estructurado (fuerte relación

entre densidad de las especies y disponibilidad de sus hábitats preferidos) en primavera (período caracterizado por una gran predesibilidad ambiental y condiciones meteorológicas no severas), a un estado de insaturación en el invierno como consecuencia de la inestabilidad y severidad ambiental (fuertes temporales fríos impredecibles) dentro y fuera de la región (CAPITULOS 4 y 5).

- En la estructura de la ornitocenosis (riqueza y densidad), la complejidad de la estructura de la vegetación (tanto horizontal como vertical) desempeña un papel muy importante (relación directa), aunque la composición florística de los estratos arbustivo y arbóreo es de suma importancia, ejerciendo su influencia principalmente a través de las preferencias de hábitat de las especies (complejidad: CAPITULOS 1, 2, 3, 4, 5; composición florística: CAPITULOS 6 y 7).

- La altitud sobre el nivel del mar es una variable ambiental de gran importancia configurando las ornitocenosis ligadas a los medios desarbolados, y determinando la segregación de las especies (CAPITULO 1).

- Los migrantes transaharianos, como grupo, están ligados al desarrollo del estrato arbustivo (principalmente en altura) y herbáceo, sin mostrar variaciones predecibles con la altitud y desarrollo del arbolado. Su densidad es un parámetro con mayor sentido biológico y predecibilidad que su porcentaje dentro de la ornitocenosis. Las campiñas son el medio más importante para este grupo dentro del área de estudio (CAPITULOS 1 y 4).

- La competencia interespecífica no desempeña un papel importante determinando la distribución de las especies y organización de sus ornitocenosis. La segregación interespecífica es el resultado de las preferencias de hábitat particulares de cada especie, que vienen determinadas por sus características

morfobiométricas y la disponibilidad de alimento (CAPÍTULOS 5, 7 y 8).

- Los líquenes, debido a la gran cantidad de artrópodos que contiene, son de gran importancia en la distribución y supervivencia de las aves insectívoras forestales durante el invierno. Las aves al buscar el alimento optimizan sus estrategias al alimentarse en sustratos con gran contenido alimentario y gran tamaño de presas (CAPÍTULO 7).

- La morfobiometría determina en buena medida las estrategias de búsqueda del alimento de las aves. En las aves insectívoras arbóreas, la longitud relativa del tarso-metatarso y la forma del pico (longitud/anchura) son las principales responsables de los patrones de uso del espacio de las especies (CAPÍTULO 8).

- Dentro de la región, la gestión humana del paisaje (talas, cultivos, repoblaciones, etc) ha favorecido a favorecido a más especies que ha perjudicado. Las aves más desfavorecidas por la transformación o eliminación de las formaciones vegetales autóctonas han sido las ligadas exclusiva o mayoritariamente a los robledales. El mantenimiento de los últimos robledales existentes en el País Vasco atlántico y la no eliminación de los robles en estado de regeneración en campiñas, landas del piso colino y repoblaciones con coníferas exóticas, son las estrategias a seguir para preservar las especies más amenazadas y diversificar la avifauna de la región (CAPÍTULOS 1, 2, 6 y 7).

BIBLIOGRAFIA

- ARIOLA, D. E.; BARRETT, R. H. 1985. Foraging and habitat relationships of insect-gleaning birds in Sierra Nevada mixed-conifer forest. Condor 87: 205-215.
- ALATALO, R. V. 1981a Habitat selection of forest birds in the seasonal environment of Finland. Ann. Zool. Fennici 18: 103-114.
- ALATALO, R. V. Interspecific competition in tits Parus spp. and gold crest Regulus regulus: foraging shifts in multispecifics flocks. Oikos 37: 335-344.
- ALATALO, R. V. 1982a. Evidence for interspecific competition tits Parus spp. Ann. Zool. Fennici 19: 309-317.
- ALATALO, R. V. 1982b. Multidimensional foraging niche organization of foliage-gleaning birds in Northern Finland. Ornis Scand. 13: 56-71.
- ALATALO, R. V. 1982c. Effects of temperature on foraging behaviour of small forest birds wintering in Northern Finland. Ornis Fennica 59 :1-12.
- ALATALO, R. V. ; ALATALO, R. H. 1977. Components of diversity: multivariate analysis with interaction. Ecology 58: 900-906.
- ALATALO, R. V.; ALATALO, R. H. 1979. Resource partitioning among a flycatcher guild in Finland. Oikos 33-46-54.
- ALATALO, R. V.; ALATALO, R. H. 1980. Seasonal variation in evenness in forest bird communities. Ornis Scand. 11: 217-222.
- ALATALO, R. V.; L. GUSTAFSSON; A. LUNDBERG; S. ULFSTRAND, 1985. Habitat shifts of the Willow Tit Parus montanus in the absence of the Marsh Tit Parus palustris. Ornis Scand. 16: 121-128.
- ALERSTAM, T.; ENKELL, P. H. 1979. Unpredictable habitats and evolution of bird migration. Oikos 33: 228-232.
- ALLEY, T. R. 1982. Competition theory, evolution, and the concept of an ecological niche. Acta Biotheoretica 31: 165-179.
- AMADON, D. 1943. Bird weight as an aid in taxonomy. Wilson Bull. 55: 164-177.
- ANDRE, H. M. 1983. Notes on the ecology of corticolour apiphyte dwellrs. 2. Collembola. Pedobiologia 25 271-278.
- ANDRE, H. M. 1985. Association between corticolous microarthropod communities and epiphytic cover bark. Holarct. Ecol. 8: 113-119.
- ARROYO, B.; TELERIA, J. L. 1984. La invernada de las aves en el área de Gibraltat. Ardeola 30: 23-31.

- ASENSIO, B. 1984. Sobre los orígenes de los fringílidos migrantes en el extremo Sur de España. Ardeola 31: 128-134.
- ASENSIO, B. 1985. Migración en España del Verdecillo (Serinus serinus) según los resultados del anillamiento. Ardeola 32: 173-179.
- ASENSIO, B. 1987. La migración en España del Verderón Común (Carduelis chloris, L.) según los resultados de anillamiento. Doñana Acta Vertebrata 23: 103-111.
- ATCHLEY, W. R.; C. T. GASKINS; D. ANDERSON 1976. Statical properties of ratios. I. Empirical results. Syst. Zool. 25: 137-148.
- BAKER, M. C. 1979. Morphological correlates of habitat selection in a community of shore birds (Charadriiformes). Oikos 33: 121-126.
- BELLOT, F. 1978. El tapiz vegetal de la Península Ibérica. H. Blume Ed. Madrid.
- BERNIS, F. 1954. An Ecological View of Spanish Avifauna with Reference to the Nordic an Alpine Birds. Acta. XI Congr. Int. Orn. 1954: 417-423.
- BERNIS, F. 1966. Migración en aves. Publicación de la S.E.O., Madrid.
- BHATTACHARYYA, H. Theory methods of factor analysis and principal components. pp. 72-79, en: Capen, D. E. (ed.): The Use of Multivariate Statics in Studies of Wildlife Habitat. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- BILKE, G. 1982. Breeding songbird community structure: influences of plot size and vegetation structure. Acta Oecologica 3: 511-521.
- BILKE, G. 1984. Residence and non-residence in passeriformes: depredance on the vegetation structure. Ardea 72: 223-227.
- BLAKE, J. G. 1982. Influence of fire logging on non-breeding bird communities of ponderosa pine forest. J. Wild. Manage. 46: 404-415.
- BLONDEL, J. 1986. Biogeografía y Ecología. Ed. Académica, S.L. León.
- BLONDEL, J.; FERRY, C.; FROCHOT, B. 1973. Avifaune et végétation, assai d'analyse de la diversité. Alauda 41: 63-84.
- BONGIORNO, S. F. 1982. Land use and summer bird populations in Northwestern Galicia, Spain. Ibis 124: 2-20.
- CALVO, F. 1982. Estadística aplicada. Ediciones Deusto, S.A.
- CAPEN, D. E. 1981. The use of multivariate stistics in studies of wildlife habitat. USDA forest Service. General Thechnical Report RM-87.
- CAREY, A. B. 1981. Multivariate analysis of niche, habitat, and ecotope. pp. 104-113, en: Capen, D. E. (ed.): The Use of Multivariate Statics in

- Studies of Wildlife Habitat. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- CARRASCAL, L. M. 1984a. Organización estacional y temporal de la comunidad de aves de un bosque subalpino de Pinus sylvestris del Sistema Central (Sierra de Guadarrama). Tesis de Licenciatura. Univ. Complutense. Madrid.
- CARRASCAL, L. M. 1984b. Cambios en el uso del espacio en un gremio de aves durante el período primavera-verano. Ardeola 31: 47-60.
- CARRASCAL, L. M. 1984c. Análisis comparativo de cinco sistemas de muestreo del uso del espacio en aves forestales. Ardeola 30: 45-55.
- CARRASCAL, L. M. 1985. Selección de hábitat en un grupo de aves forestales del Norte de la Península Ibérica: Importancia de la estructura de la vegetación y competencia interespecífica. Doñana, Acta Vertebrata 12: 75-92.
- CARRASCAL, L. M. 1986a. Caracterización ecológica y biogeografía de la avifauna de un macizo montañoso vizcaíno (País Vasco). Munibe 38:9-14.
- CARRASCAL, L. M. 1986b. Influencia del viento en el comportamiento de búsqueda del alimento de un grupo de aves insectívoras forestales. Miscelánea Zoológica (en prensa).
- CARRASCAL, L. M. 1987. Relación entre avifauna y estructura de la vegetación en las repoblaciones de coníferas de Tenerife (Islas Canarias). Ardeola
- CARRASCAL, L. M.; TELLERIA, J. L. 1985a. Avifauna invernante en los medios agrícolas del Norte de España. II. Papel de la estructura de la vegetación y la competencia interespecífica. Ardeola 32: 227-251.
- CARRASCAL, L. M.; TELLERIA, J. L. 1985b. Estudio multidimensional del uso del espacio en un grupo de aves insectívoras forestales durante el invierno. Ardeola 32: 95-13.
- CARRASCAL, L. M.; POTTI, J.; SANCHEZ, F. Spatio-temporal organization of the bird communities in two mediterranean montane forest. Holarctic Ecology. (En prensa).
- CATON, B.; URIBE-ECHEBARRIA, P. 1980. Mapa de Vegetación de Alava. Excma. Diputación de Alava.
- CHARNOV, E. L. 1976. Optimal foraging: Attack strategy of a mantid. Am. Nat. 110: 141-151.
- CODY, M. L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Monogr. Pop. Bid. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- CODY, M. L. 1978. Habitat selection and interespecific territoriality among sylviid warblers of England and Sweden. Ecological Monographs 48:351-396.

- CODY, M. L. 1985. Hábitat selection in birds. Academic Press, Nueva York.
- COLLINS, S. L. 1983. Geographic variation in habitat structure of the black-throated green warbler (Dendroica virens). Awk 10: 382-389
- COLLINS, S. L.; JAMES, F. C.; RISSER, P. G. 1982. Habitat relationships of wood warblers (Parulidae) in northern central Minnesota. Oikos 39: 50-58.
- CONNELL, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. pp. 460-490 en: Cody, M. L.; Diamond, J. M. (eds): Ecology and evolution of communities. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- COOLEY, W. W.; LOHNES, P. R. 1971. Multivariate data analysis. Wiley, Nueva York.
- CURRIE, F. C.; BAMFORD, R. 1982. The value to bird life of retaining small conifer stands beyond normal felling age within forests. Auart. J. Forestry 76: 153-159.
- DEMENTIEV, G.; GLADKOV, N. A. 1967. The Birds of the Soviet Union. Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem.
- DUESER, R. D.; SHUGART, H. H. 1979. Niche pattern in a forest-floor small-mammal fauna. Ecology 60: 108-118.
- ECKHARDT, R. C. 1979. The adaptative syndromes of two guilds of insectivorous birds in the Colorado Rocky Mountains. Ecological Monographs. 49:129-149.
- ELOSEGUI, J. 1980. Influencia de las repoblaciones de coníferas en la avifauna. pp: 769-836 en: Aranzadi: Estudio ecológico y económico de las repoblaciones de coníferas exóticas en el País Vasco. Caja Laboral Popular. Mondragón.
- ELIAS, F.; RUIZ, L. 1977. Agrodimatología de España. I.N.I.A; cuaderno nº 7. Madrid.
- ENGSTROM, R. T.; CRAWFORD, R. L.; BAKER, W. W. 1984. Breeding bird populations in relation to changing forest structure following fire exclusion: a 15 - year study. Willson Bull. 96: 437-450.
- FERNANDEZ, A.; GALARZA, A. 1986. Estructura y estacionalidad de las comunidades de aves en distintos medios del tramo costero del País Vasco. Bol. Est. Cent. Ecol. 29: 59-66.
- FOLSE, L. J. 1982. An analysis of avifauna - resource relationships on the Serengeti Plains. Ecol. Monogr. 52: 11-127.

- FRELIN, C. 1982. La relation fréquence-abondance. Aspects théoriques. Application à un peuplement d'oiseaux. Rev. Ecol. (Terre Vie) 36: 435-464.
- FRETWELL, S. D. 1972. Populations in a seasonal environment. Princeton, New Jersey, Princeton Univ. Press.
- GALARZA, A. 1982. Distribución estacional y espacial de las comunidades de aves de la ría de Gernika (País Vasco atlántico). Tesis de Licenciatura. Universidad del País Vasco.
- GAUSE, G. F. 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore. 2ª Ed. (1964). Hafner, Nueva York.
- GERSON, U.; SEAWARD, M. R. D. 1977. Lichen-invertebrate associations. pp 69-119 en Seaward, M. R. D. (ed.): Lichen ecology. Acad. Press., Londres.
- GIBB, J. A. 1960. Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. Ibis 102: 163-208.
- GLEASON, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club 53: 7-26.
- GLOWACINSKI, Z.; JARVINEN, O. 1975. Rate of secondary succession in forest bird communities. Ornis Scand. 6: 33-40.
- GLOWACINSKI, Z.; WEINER, J. 1977. Energetics of bird communities in successional series of a deciduous forest. Pol. Ecol. stud. 3: 147-175.
- GONZALEZ, J. M. 1976. Descripción de la fauna de vertebrados de la zona de Mora de Rubielos (Teruel). Bol. Est. Centr. Ecol. 8: 63-79.
- GREEN, R. H. 1971. A multivariate statistical approach to the Hutchinsonian niche: bivalve molluscs of central Canada. Ecology 52: 543-556.
- GROMADZKI, L. 1970. Breeding communities of birds in mid-field afforested areas. Ecol. Pol. 18: 307-350.
- GRUBB, T. C. 1975. Weather-dependent foraging behavior of some birds wintering in a deciduous woodland. Condor 77: 175-182.
- GRUBB, T. C. 1979. Factors controlling foraging strategies of insectivorous birds. Capítulo 8 en: Dickson, J. G.; Conner, R. N.; Fleet, R. R.; Jackson, J. A.; Kroll, J. C. (Eds.): The role of insectivorous birds in forest ecosystems. Academic Press, Nueva York.
- GRUE, C. E.; Reid, R. R.; Silvy, N. J. 1981. A windshield and multivariate approach to the classification, inventory, and evolution of wildlife habitat: an exploratory study. pp. 124-140 en: Capen, D. E. (Ed.):

The use of multivariate Statistics in studies of Wildlife Habitat.
USDA Forest Service.

- GRZYBOWSKI, J. A. 1982. Population structure in grassland bird communities during winter. Condor 52: 137-152.
- GUINEA, E. 1949. Vizcaya y su paisaje vegetal. Junta de Cultura de Vizcaya. Bilbao.
- GUITIAN, J. 1984. Sobre la importancia del Acebo (Ilex aquifolium L.) en la ecología de la comunidad invernal de Passeriformes en la Cordillera Cantábrica Occidental. Ardeola 30: 65-76.
- GUITIAN, J. 1985. Datos sobre el régimen alimenticio de los Paseriformes de un bosque montano de la Cordillera Cantábrica Occidental. Ardeola 32: 155-172.
- HAILA, Y.; JARVINEN, O.; VAISANEN, R. A. 1980. Habitat distribution and species association of land bird populations on the Aland Islands, SW Finland. Ann. Zool. Fennici 17: 87-106.
- HARO, R.; VARGAS, J. M. 1981. Avifauna nidificante en el entorno de los pinsapares de la provincia de Málaga. Mon. Trab. Zool., 3-4: 105-119.
- HERRERA, C. M. Ecological correlates of residence and nonresidence in a Mediterranean passerine bird community. J. Anim. Ecol. 47: 871-890.
- HERRERA, C. M. 1978. On the breeding distribution pattern of European migrant birds: MacArthur's theme reexamined. Awk 95: 496-509.
- HERRERA, C. M. 1980. Composición y estructura de dos comunidades mediterraneas de Passeriformes. Doñana, Acta Vertebrata 7: 1-340.
- HERRERA, C. M. 1981. Organización temporal de las comunidades de aves. Doñana, Acta Vertebrata 8: 79-101.
- HESPENHEIDE, H. A. 1973. Ecological inferences from morphological data. Ann. Rev. Ecol. Syst. 4: 213-229.
- HILDEN, O. 1965. Habitat selection in birds. Ann. Aool. Fenn. 2: 53-75.
- HILL, M. O. 1973. Diversity and evenness: an unifying notation and its consequences. Ecology 54: 427-432.
- HINO, T. 1985. Relationships between bird community and habitat structure in shelterbelts of Hokkaido, Japan. Oecología (Berlín) 65: 442-448.
- HOLMES, R. T. 1981. Theoretical aspects of habitat use by birds. pp: 33-37 en: Capen, D. E. (ed.): The Use of Multivariate Statistics in Studies of Wildlife Habitat. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.

- HOLMES, R. T.; ROBINSON, R. K. 1981. Tree species preferences of foraging insectivorous birds in northern hardwoods forest. Oecologia 48: 31-35.
- HOLMES, R. T.; BONNEY, R. E.; PACALA, S. W. 1979. Guild Structure of the Hubbard Brook bird community: a multivariate approach. Ecology 60: 512-520.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 415-427.
- ICONA. 1979. Las coníferas en el Primer Inventario Forestal Nacional. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- ICONA. 1980. Las frondosas en el Primer Inventario forestal Nacional. Ministerio de Agricultura. Madrid.
- JABLONSKI, B. 1972. The phenological interchange of bird communities in agricultural biotopes in the eastern part of the Masoiran lowland region. Acta Orn. 13: 282-316.
- JAMES, F. C. 1971. Ordinations of habitat relations among breeding birds. Wilson Bulletin 83: 217-236.
- JAMES, F. C. 1982. The ecological morphology of birds: a review. Ann. Zool. Fennici 19: 265-275.
- JAMES, F. C.; RATHBUN, S. 1981. Rarefaction, relative abundance and diversity of avian communities. Auk 98: 785-800.
- JAMES, F. C.; SHUGART, H. H. 1970. A quantitative method of habitat description. Audubon Field-Notes 24: 727-736.
- JAMES, F. C.; WAMER, N.O. 1982. Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure. Ecology 63: 159-171.
- JAMES; F. C.; BOECKLEN, W. 1984. Interspecific morphological relationships and densities of birds. págs. 458-477 en: D. R. Strong; D. Simberloff; L. G. Abele; A. Thistle (eds.): Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- JAMES, F. C.; MCCULLONCH, C. E. 1985. Data analysis and the design of experiments. pp. 1-63 en Johnston, R. F. (Ed.): Current Ornithology 2. Plenum Press, Nueva York.
- JAMES, F. C.; JOHNSTON, R. F.; WAMER, N. O.; NIEMI, G. J.; BOECKLEN, W. J. 1984. The Grinnellian niche of the wood thrush. Am. Nat. 124: 17-30.
- JARVINEN, O.; VAISANEN, R. A. 1975. Estimating relative densities of breeding birds by line transect method. Oikos 26: 316-322.

- JANSSON, C.; BROMSSEN, A. 1981. Winter decline of spiders and insects in spruce and its relation to predation by birds. Holarct. Ecol. 4:82-93.
- JARVINEN, O.; VAISANEN, R.A. 1977. Constants and formulae for analysing line transect data. Helsinki.
- JOHNSON, A. S.; LANDRES, J. L. 1982. Habitat relationships of summer resident birds in slash pine flatwoods. J. Wildl. Manage. 46: 416-428.
- JORDANO, P. 1985. El ciclo de los passeriformes frugívoros en el matorral mediterráneo del sur de España: importancia de su invernada y variaciones interanuales. Ardeola 32: 69-94.
- KARR, J. R. 1968. Habitat and avian diversity on stripmined land in east-central Illinois. Condor 70: 348-357.
- KARR, J. R.; JAMES, F. C. 1975. Eco-morphological configurations and convergent evolution. págs. 258-291 en: Cody, M. L.; Diamond, J. M. (Eds.): Ecology and evolution of communities. Belknap. Cambridge, Massachusetts.
- KREBS, J. R.; ERICHSEN, J. T.; WEBBER, J. I.; CHARNON, E. L. 1977. Optimal prey selection in the great tit (Parus major). Anim. Behav. 25: 30-38.
- LACK, D. 1966. Population studies of birds. Oxford, Clarendon.
- LACK, D.; LACK, E. 1951. Further changes in bird-life caused by afforestation. J. Anim. Ecol. 8: 277-299.
- LANDRES, P. B.; MACMAHON, J. A. 1983. Community organization of arboreal birds in some oak woodlands of western North America. Ecol. Monogr. 53: 183-208.
- LANYON, W. E. 1981. Breeding birds and old field succession on Fallow Long Island farmland. Bull. of the American Museum of Natural History 168: 1-59.
- LAURENT, J. L. 1984. Regroupements de mésanges, roitelets et grimpereaux en automne-hiver dans les Alpes-Maritimes, et comportement de recherche alimentaire. Alauda 52: 126-144.
- LAUTENSACH, H. 1967. Geografía de España y Portugal. Vicens-Vives. Barcelona.
- LEDERER, R. J. 1984. A view of avian ecomorphological hypotheses. Okol. Vögel 6: 119-126.
- LEISLER, B. 1980. Morphological aspects of ecological specialization in bird genera. Okol. Vögel 2: 199-220.
- LEISLER, B.; WINKLEER, H. 1984. Ecomorphology. págs. 155-186 en: Johnson,

- R. F. (Ed.): Current Ornithology, Vol. 2. Plenum Press. New York.
- LEVINS, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton Univ. Press. Princeton.
- LYNCH, J. F.; WHIGHAM, D. F. 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, USA. Biol. Conserv. 28: 287-324.
- MacARTHUR, R. H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. Ecology 39: 599-619.
- MacARTHUR, R. H. 1959. On the breeding distribution pattern of North American migrant birds. Auk 76: 318-325.
- MacARTHUR, R. H. 1972. Geographical ecology. New York. Harper & Row.
- MacARTHUR, R. H.; MacARTHUR, R. W. 1961. On bird species diversity. Ecology 42: 594-598.
- MANNAN, R. W.; MELSOW, E. C. 1984. Bird populations and vegetation characteristics in managed and old-growth forests, northeastern Oregon. J. Wildl. Manage 48: 1219-1238.
- MAURER, B. A. 1985. Avian community dynamics in desert grasslands: observational scale and hierarchical structure. Ecol. Monogr. 55: 295-312.
- MAURER, B. A. 1986. Predicting habitat quality for grassland birds using density-habitat correlations. J. Wildl. Manage 50: 556-566.
- MAURER, B. A.; MacARTHUR, L. B.; WHITMORE, R. C. 1981. Habitat associations of birds breeding in clearcut deciduous forests in West Virginia. págs. 167-172 en: Capen, D. E. (Ed.): The Use of Multivariate Statistics in Studies of Wildlife Habitat. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- MAY, R. M. 1975. Some notes on estimating the competition α -matrix, Ecology 56: 737-741.
- MAY, R. M. 1981. Patterns in Multi-Species Communities. págs. 197-227 en: May, R. M. (Ed.): Theoretical Ecology. Blackwell Scientific Publications, London.
- MacNAUGHTON, S. J. 1968. Structure and function in California grasslands. Ecology 49: 962-972.
- MacNAUGHTON, S. J.; WOLF, L. L. 1970. Dominance and the niche in ecological systems. Science 167: 131-139.
- MacNAUGHTON, S. J.; WOLF, L. L. 1984. Ecología General. Ed. Omega. Barcelona.

- MILES, D. B.; RICKLEFS, R. E. 1984. The correlation between ecology and morphology in deciduous forest passerine birds. Ecology 65: 1629-1640.
- MØLLER, A. P. 1984. Community structure of birds in agricultural areas in summer and winter in Denmark. Holarct. Ecol. 7: 413-418.
- MORENO, J. 1981. Feeding niches of woodland birds in a montane coniferous forest in Central Spain during winter. Ornis Scand. 12: 148-159.
- MORENO, E. 1985. Contribución al estudio osteológico de los Passeres ibéricos con elaboración de claves para su identificación. Tesis Doctoral. Universidad Complutense, Madrid.
- MORRIS, D. W. 1987. Ecological scale and habitat use. Ecology 68: 362-369.
- MORRISON, M. L. 1984. Influence of sample size and sampling design on analysis of avian foraging behavior. Condor 86: 146-150.
- MORSE, D. H. 1978. Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter. Ibis 120: 298-312.
- MORSE, D. H. 1980. Behavioral mechanisms in ecology. Harvard University Press.
- MOUNTAINSPRING, S.; SCOTT, J.M. 1985. Interspecific competition among hawaiian forest birds. Ecol. Monogr. 55:219-239.
- MUÑOZ, J. C. 1985. Evolución estacional de la comunidad de aves de una campiña mediterránea. Tesis de Licenciatura. Universidad del País Vasco.
- MURTON, R. K.; WESTWOOD, N. J. 1974. Some effects of agricultural change on the English avifauna. Brit. Birds 67: 41-69.
- NIE, N. H.; HULL, C. H.; JENKINS, J. G.; STEINBERGER, K.; BENT, D. H. 1975. Statistical Package for the Social Sciences (SPSS). McGraw-Hill, New York.
- NIEMI, G. J. 1985. Patterns of morphological evolution in bird genera of New World and Old World peatlands. Ecology 66: 1215-1228.
- NILSSON, S. G. 1979. Density and species richness of some forest bird communities in South Sweden. Oikos 33: 392-401.
- NILSSON, S. G.; ALERSTAM, T. 1976. Resource division among birds in North Finnish coniferous forest in autumn. Ornis Fennica 53: 15-27.
- NOON, B. R. 1981a. Techniques for sampling avian habitats. págs. 42-

- 52 en: Capen, D. E. (Ed.): The Use of Multivariate Statistics in Studies of Wildlife Habitat. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- NOON, B. R. 1981b. The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance and expression of competition. Ecological Monographs 51: 105-124.
- NOON, B. R.; DAWSON, D. K.; INKLEY, D. B.; ROBBINS, C. S.; ANDERSON, S. H. 1980. Consistency in Habitat Preference of Forest Bird Species. págs. 226-244 en: Transactions of the 45th North American Wildlife and Natural Resources Conference. Publicación de Wildlife Management Institute, Washington D.C.
- NORBERG, U. M. 1979. Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the goldcrest and the treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection. Phil. Trans. Royal Soc. London 287: 131-165.
- O'CONNOR, R. J.; SHRUBB, M. 1986. Farming and Birds. Cambridge Univ. Press.
- ODUM, E. P. 1950. Bird populations of the highland (North Carolina) plateau in relation to plant succession and avian invasion. Ecology 31: 587-605.
- ODUM, E. P. 1971. Fundamentals in ecology. Philadelphia, Saunders.
- OSBORNE, P. 1984. Bird numbers and habitat characteristics in farmland hedgerows. Journal of Applied Ecology 21: 63-82.
- PELLON, A. 1966. Divulgaciones forestales. Ediciones de la Caja de Ahorros Vizcaína. Bilbao.
- PIANKA, E. R. 1975. Niche relations of desert lizards. págs 292-314 en: Cody, M. L.; Diamond, J. M. (Eds.): Ecology and evolution of communities. Harvard Univ. Press. Cambridgr, Massachusetts.
- PIANKA, E. R. 1981. Competition and niche theory. págs. 167-196 en: May, R. M. (Ed.): Theoretical Ecology. 2ª edición. Blackwell Scientific Publications.
- PIANKA, E. R. 1982. Ecología evolutiva. Ed. Omega. Barcelona.
- POTTI, J. 1985a. Las comunidades de aves del Macizo de Ayllón. Tesis Doctoral. Univ. Complutense, Madrid.
- POTTI, J. 1985b. La sucesión de las comunidades de aves en los pinares repoblados de Pinus sylvestris del macizo de Ayllón (Sistema Central). Ardeola 32: 253-277.

- POTTI, J. 1985c. Sobre la distribución de los migrantes transaharianos en la Península Ibérica. Ardeola 32: 57-68.
- POTTI, J. 1987. Densidad y riqueza de aves en comunidades nidificantes del macizo de Ayllón (Sistema Central) y otras regiones Ibéricas. Miscellanea Zoologica.
- POTTI, J.; TELLERIA, J. L. 1986. Composición y estructura de las comunidades de aves a lo largo de un gradiente altitudinal en tres medios arbustivos del macizo de Ayllón (Sistema Central). Doñana, Acta Vertebrata 13: 51-70.
- POYSA, H. 1983. Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community. Oikos 40: 295-307.
- PRODON, R. Le substrat, facteur écologique et éthologique de la vie en eau courente: observations et experiences sur les larvas de Microp-tera testacea et Cordulogaster annulatus. Thèse 3^e cycle. Univ. Lyon.
- PRODON, R.; LEBRETON, J. D. 1981. Breeding avifauna of a Mediterranean succession: the holm oak and cork oak series in the eastern Pyreness, 1. Analysis and modelling of the structure gradient. Oikos 37: 21-38.
- PURROY, F. J. 1974. Contribución al conocimiento ornitológico de los pinares pirenaicos. Ardeola 20: 245-261.
- PURROY, F. J. 1975. Evolución anual de la avifauna de un bosque mixto de coníferas y frondosas en Navarra. Ardeola 21: 669-697.
- PYKE, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 523-575.
- RABENOLD, K. N. 1978: Foraging stratiefies, diversity and seasonality in bird communities of Appalachian spruce-fir forests. Ecol. Monogr. 48: 397-424.
- RABENOLD, K. N. 1979. A reversed latitudinal diversity gradient in avian communities of eastern deciduous forests. Am. Nat. 114: 275-286.
- RAPHAEL, M. G. 1981. Interspecific differences in nesting habitat of sympatric woodpeckers and nuthatches. págs. 142-150 en: Capen, D. E. (Ed.): The Use of Multivariate Statistics in Studies of Wildlife Habitat. USDA Forest Service. General Technical Report RM-87.
- RECHER, H. F. 1969. Bird species diversity and habitat diversity in Australia and North America. Am. Nat. 103: 75-80.

- RENKONEN, O. 1938. Statistisch-Ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. An. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo 6: 1-231.
- RICE, J.; OHMART, R. D.; ANDERSON, B. W. 1983. Habitat selection attributes of an avian community: a discriminant analysis investigation. Ecol. Monogr. 53: 263-290.
- RICE, J.; ANDERSON, B.; OHMART, R. D. 1984. Comparision of the importance of different habitat attributes to avian community organization. J. Wildl. Manage 48: 895-911.
- RICHARDSON, D. H. S.; YOUNG, C. M. 1977. Lichens and Vertebrates. págs. 121-144 en: Seaward, M. R. D. (Ed.): Lichen Ecology. Academic Press., Londres.
- RICKLEFS, R. E.; COX, G. W. 1977. Morphological similarity and ecological overlap among passerine birds on Sr. Kilts, British West Indies. Oikos 29: 60-66.
- RICKLEFS, R.; TRAVIS, J. 1980. A morphological approach to the study of avian community organization. Awk 97: 321-338.
- RIVAS-MARTINEZ, S. 1981. Les étages bioclimatiques de la végétation de la Peninsule Ibérique. Anales Jard. Bot Madrid 37: 251-268.
- ROBINSON, S. K.; HOLMES, R. T. 1982. Foraging behavior of forest birds: the relationships among search tactics, diet, and habitat structure. Ecology 63: 1918-1931.
- ROBINSON, S. K.; HOLMES, R. T. 1984. Effects of plant species and foliage Structure on the foraging behavior of forest birds. Awk 101: 672-685.
- ROLANDO, A. 1981. Partage des niches écologiques entre mésanges (Parus spp.), roitelets (Regulus regulus) et grimpereaux (Certhia familiaris) dans des forêts mixtes de conifères. Alauda 49: 194-202.
- ROLANDO, A. 1982. Ecological isolation in the genus Parus in natural and modified habitats of Northern Italy. Boll. Zool. 49: 155-164.
- ROLANDO, A. 1983. Ecological segregation of tits and associated species in two coniferous woods of northern Italy. Monitore Zool. ital. 17: 1-18.
- ROTENBERRY, J. T. 1980. Dictary relationships among shrub-steppe passerine birds: competition or opportunism in a variable environment. Ecol. Monogr. 50: 93-110.
- ROTENBERRY, J. T. 1985. The role of habitat in avian community compo-

- sition: physiognomy of floristics?. Oecologia 67: 213-217.
- ROTEBERRY, J. T. 1986. Habitat relationships of shrubsteppe birds: even "good" models cannot predict the future. pp. 217-221 en: Verner, J.; Morrison, M. L.; Ralph, C. J. (eds.): Modeling habitat relationships of terrestrial vertebrates. Univ. Wisconsin Press, Madison.
- ROTEBERRY, J. T.; WIENS, J. A. 1980a. Habitat structure, patchiness, and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. Ecology 61: 1228-1250.
- ROTEBERRY, J. T.; WIENS, J. A. 1980b. Temporal variation in habitat structure and shrubsteppe bird dynamics. Oecologia 47: 1-9.
- ROTH, R. R. 1976. Spatial heterogeneity and bird species diversity. Ecology 57: 773-782.
- ROTH, R. R. 1981. Vegetation as a determinant in avian ecology. Proceedings of the 1st Welder Wildlife Foundation symposium 162-174.
- SABO, S. R. 1980. Niche and habitat relations in subalpine bird communities of the White Mountains of New Hampshire. Ecol. Monogr. 50: 241-259.
- SAETHER, B.-E. 1982. Foraging niches in a passerine bird community in a grey alder forest in Central Norway. Ornis Scand. 13: 149-163.
- SALE, P. F. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition. Oecologia (Berl.) 17: 245-256.
- SANTOS, T.; TELLERIA, J. L. 1985. Patrones generales de la distribución invernol de passeriformes en la Península Ibérica. Ardeola 32: 17-30.
- SCHLUTER, D. 1982. Distributions of Galápagos ground finches along an altitudinal gradient: the importance of food supply. Ecology 63: 1504-1517.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science 185: 27-39.
- SCHOENER, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. Am. Nat. 122: 240-285.
- SCHULENBERG, T. S. 1983. Foraging behavior, ecomorphology, and systematics of some antshrikes (Formicariidae: Thamnomanes). Wilson Bull. 95: 505-521.
- SHANNON, C. E.; WEAVER, W. 1949. The mathematical theory of communication. Urbana Univ., Ill. Press.

- SIMBERLOFF, D. 1982. The status of competition theory in ecology. Ann. Zool. Fennici 19:241-253.
- SLAGSVOLD, T. 1975. Critical period for regulation of Great tit (Parus major L.) and Blue tit (Parus caeruleus L.) populations. Norw. J. Zool. 23: 67-88.
- SMITH, P. 1985. Effects of intensive logging on birds in eucalypt forest near Bega, New South Wales. Emu 85: 15-21.
- SMITH, T. M.; SHUGART, H. H.; WEST, D. C. 1981. FORHAB: a forest simulation model to predict habitat structure for mongame bird species. pp. 114-123 en: Capen D.E. (Ed.): The use of multivariate statistics in studies of Wildlife habitat. USDA Forest Service.
- SNEATH, P. H. A.; SOKAL, R. R. 1973. Numerical Taxonomy. Freeman, San Francisco.
- SOCHTING,; GJELSTRUP. 1985. Holarc. Ecol. 8:66-75.
- SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. 1979. Biometría. H. Blume Ed., Madrid.
- SPRING, L. W. 1965. Climbing and pedking adaptations in some North American Woodpeckers. Condor 67: 457-488.
- SUAREZ, R. 1980. Introducción al estudio de las ornitocenosis de dos áreas estepáricas peninsulares, la estepa Ibérica y la estepa de la depresión central del Valle del Ebro. Boletín de la Estación Central de Ecología 17: 53-62.
- TELLERIA, J. L. 1978. Introducción a los métodos de estudios de las comunidades nidificantes de aves. Ardeola 24: 19-65.
- TELLERIA, J. L. 1980. Datos preliminares sobre las características ecológicas y biogeográficas de las comunidades de aves del macizo de Ayllón. Boletín de la Estación Central de Ecología 18: 45-54.
- TELLERIA, J. L. 1983a. La distribución invernal de las aves en el País Vasco atlántico. Munibe 35: 93-100.
- TELLERIA, J. L. 1983b. La invernada de las aves en los bosques montanos del País Vasco Atlántico. Munibe 35: 101-108.
- TELLERIA, J. L. 1986. Manual para el censo de los Vertebrados Terrestres. Ed. Raices, Madrid.
- TELLERIA, J. L. 1987. Biogeografía de la avifauna nidificante en España Central. Ardeola.
- TELLERIA, L. L.; POTTI, J. 1984. La segregación espacial de los Túrpidos (Turdidae) en el Sistema Central. Ardeola 31: 103-113.

- TELLERIA, J. L.; SANTOS, T. 1985. Avifauna invernante en los medios agrícolas del norte de España. I. Caracterización biogeográfica. Ardeola 32: 203-225.
- TELLERIA, J. L.; SANTOS, T.; SUAREZ, F. 1983. The use of line transects in the study of Iberian habitats. Advantages and drawbacks. pp. 70-78 en: Purroy, F. (ed.). Censos de Aves en el Mediterráneo. Proc. VII Int. Con. Bird Census IBCC. León.
- TERBORGH, J. W. 1980. The conservation status of neotropical migrants: Present and future. En: Keast, A.; Morton, E. S. (Eds.): Migrant birds in the Neotropics: Ecology, behavior, distribution and conservation. Smithsonian Inst. Press. Washington.
- TITTERINGTON, R. W.; CRAWFORD, H. S.; BURGASON, B. N. 1979. Songbird responses to comercial clearcutting in Maine spruce-fir forests. J. Wildl Manage. 43: 602-609.
- ULFSTRAND, S. 1977. Foraging niche dynamics and overlap in a guild of passerine birds in a south Swedish coniferous woodland. Oecologia (Berl.) 27: 23-45.
- VANDER WALL, S. B.; McMAHON, J. A. 1984. Avian distribution patterns along a Sonoran Desert bajada. J. Arid Environments 7: 59-74.
- VOOUS, F. H. 1960. Atlas of European birds. Nelson, Londres, 284 pp.
- WAGNER, J. L. 1981. Seasonal change in guild structure: oak woodland insectivorous birds. Ecology 62: 973-981.
- WAITE, R. K. 1984. Winter habitat selection and foraging behaviour in sympatric corvids. Ornis Scand. 15: 55-62.
- WIENS, J. A. 1973. Pattern and process in grassland bird communities. Ecol. Monogr. 43: 237-270.
- WIENS, J. A. 1974a. Climatic instability and the "ecological saturation" of bird communities in North American grasslands. Condor 76: 385-400.
- WIENS, J. A. 1974b. Habitat heterogeneity and avian community structure in North American grasslands. Amer. Midl. Natur. 91: 195-213.
- WIENS, J. A. 1977. On competition and variable environments. Amer. Sci. 65: 590-597.
- WIENS, J. A. 1982. On size ratios and sequences in ecological communities: Are there norules?. Ann. Zool. Fennici 19: 297-308.
- WIENS, J. A. 1983. Avian community ecology: an iconoclastic view. págs. 355-403 en: Brush, A. H. y G. A. Clark (eds.): Perspectives in Orni-

- thology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- WIENS, J. A. 1984. On Understanding a Non-Equilibrium World: Myth and Reality in Community Patterns and Processes. pp 439-457 en: Strong, D. R.; Simberloff, D.; Abele, L. G.; Thistle, A. B. (eds.): Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- WIENS, J. A. 1985. Habitat selection in variable environments: shrubsteppe birds. pp. 227-251 en: Cody, M. L. (ed.): Habitat selection in birds. Academic Press, Nueva York.
- WIENS, J. A.; INNS, G. S. 1974. Estimation of energy flow in bird communities. A population bioenergetics model. Ecology 55: 730-746.
- WIENS, J. A.; ROTENBERRY, J. T. 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe environments. Ecol. Monogr. 51: 21-41.
- WIENS, J. A.; ROTENBERRY, J. T.; VAN HORNE, B. 1987. Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale. Oikos 48: 132-147.
- WILLIAMSON, K. 1970. Birds and modern forestry. Bird Study. 17: 167-176.
- WILLSON, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. Ecology 55: 1017-1029.
- WILLSON, M. F. 1976. The breeding distribution of North American migrant birds: a critique of MacArthur (1959). Wilson Bull 88: 582-587.
- ZARNOWITZ, J. E.; MANUWAL, D. A. 1985. The effects of forest management on cavity nesting birds in northwestern Washington. J. Wildl. Manage. 49: 255-263.